



FACULTAD DE CIENCIAS NATURALES Y MUSEO
UNIVERSIDAD NACIONAL DE LA PLATA

TESIS DOCTORAL

**USO DEL ESPACIO, DIETA Y ESTADO CORPORAL DEL SKUA PARDO
(*STERCORARIUS ANTARCTICUS LONNBERGI*) DURANTE SU PERÍODO
REPRODUCTIVO EN ANTÁRTIDA**

MARICEL GRAÑA GRILLI

Director: Dr. Diego Montalti

2014

AGRADECIMIENTOS

A mi familia por la compañía y el apoyo incondicional en todo cuanto se me ocurra emprender.

A Luciana, Romina, Marta, Carla, Eduardo, Ariel, Laura, Martín y Lucas, por acompañarme, apoyarme, estimularme y ayudarme de diferentes maneras.

A mi director por permitirme llevar adelante este proyecto.

A Yves Cherel, Pablo Alarcón, Andrés Ibáñez, Javier Origlia y Jean-Françoise Terrien por su participación y ayuda indispensables en diferentes partes del trabajo y a dos revisoras por ayudarme a mejorarlo.

A Darío Podestá, Facundo Di Sallo, Luis Pagano y Emiliano Depino por su ayuda dedicada y la compañía que me dieron durante los trabajos de campo.

A Rebecca Holberton, Marvin Morales, Keith Hobson y Marcelo Pecoraro que en diferentes momentos y de diferentes maneras hicieron valiosos aportes para ayudarme a encontrar el camino.

A MIGRATE, que dándome la posibilidad de participar de su curso “Avian movements and migration” marcó un antes y un después en el desarrollo de mi doctorado y resultó una ayuda fundamental para encontrar el rumbo.

A Meumeu, Laetitia, Adriana y Licia, por la ayuda y la amistad que me dieron durante mis días en Chizé.

Al Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas, por darme la beca que me permitió desarrollar este proyecto y cumplir con esta etapa.

Al Instituto Antártico Argentino que me brindó la oportunidad y el soporte para realizar los trabajos de campo.

A todas las fuentes de financiamiento que hicieron posible este proyecto –CONICET, Idea Wild, American Ornithologists’ Union, Association of Field Ornithologists, The Explorers Club, The Company of Biology, Universidad Nacional de La Plata y Facultad de Ciencias Naturales y Museo– que me significaron no sólo la oportunidad de

desarrollar el proyecto, sino también un aprendizaje, satisfacciones y muchas frustraciones.

A las dotaciones 2012 y 2013 de la Base Carlini que con incontables dificultades y precariedades pusieron toda su dedicación y esfuerzo para hacer que todo en la base funcione y permitirme desarrollar mi trabajo y mi vida allí como en mi casa. A la Fuerza Aérea y a la Armada que hicieron posibles los traslados hasta la base.

A la Antártida, por haberme puesto a prueba tantas veces, darme muchas experiencias, lecciones, hermosas imágenes y valiosos amigos.

A cada uno de los skuas que le pusieron el cuerpo a este capricho.

ÍNDICE

RESUMEN	7
ABSTRACT	9
CAPÍTULO I - INTRODUCCIÓN GENERAL	11
Objetivos	15
CAPÍTULO II - ÁREA DE ESTUDIO Y METODOLOGÍA GENERAL	16
Área de Estudio	16
Especie estudiada	18
Captura y toma de muestras	21
<i>Captura y registro de medidas corporales</i>	22
<i>Colocación y recuperación de unidades GPS</i>	23
<i>Toma y conservación de muestras de sangre</i>	23
<i>Preparación de muestras para el estudio de dieta</i>	24
<i>Preparación de muestras para el estudio del estado corporal</i>	24
<i>Sexado</i>	24
CAPÍTULO III - USO DEL ESPACIO Y ACTIVIDADES	25
Introducción	25
<i>Ecología del movimiento en animales</i>	25
<i>Movimientos del skua pardo</i>	27
Objetivos	28
Materiales y Métodos	29
<i>Recolección de datos</i>	29
<i>Parámetros calculados</i>	30
<i>Área de acción</i>	30
<i>Actividad diaria</i>	31
<i>Distancia y ausencia del nido</i>	31
<i>Distancia al sitio de forrajeo y éxito reproductivo</i>	31

<i>Análisis de datos</i>	32
Resultados	34
Área de acción	34
Actividad diaria	38
Distancia y ausencia del nido	39
Distancia al sitio de forrajeo y éxito reproductivo	42
Discusión	42
CAPÍTULO IV - DIETA	45
Introducción	45
<i>Análisis de isótopos estables para el estudio de la dieta</i>	45
<i>Dieta y comportamiento alimenticio del skua pardo</i>	47
Objetivos	49
Metodología	50
<i>Isótopos estables de sangre de skuas</i>	50
<i>Marca isotópica de presas</i>	52
<i>Dieta, disponibilidad de alimento y éxito reproductivo</i>	52
<i>Análisis de datos y modelo de mezcla isotópica</i>	52
Resultados	54
<i>Isótopos estables de sangre de skuas</i>	54
<i>Marca isotópica de presas</i>	55
<i>Dieta, disponibilidad de alimento y éxito reproductivo</i>	55
<i>Modelo de mezcla isotópica</i>	57
Discusión	58
CAPÍTULO V - ESTADO CORPORAL, NUTRICIONAL E INMUNOLÓGICO	61
Introducción	61
<i>El estado corporal en la historia de vida de las aves</i>	61
<i>Caracterización del estado corporal</i>	62
Objetivos	66
Metodología	67

<i>Índice de estado corporal</i>	67
<i>Parámetros bioquímicos</i>	68
<i>Estado inmunológico</i>	69
<i>Análisis de datos</i>	69
Resultados	70
<i>Índice de estado corporal</i>	70
<i>Parámetros bioquímicos</i>	73
<i>Estado inmunológico</i>	80
Discusión	83
CAPÍTULO VI - DISCUSIÓN GENERAL	88
CAPÍTULO VII - BIBLIOGRAFÍA	92
Apéndice 1	107

RESUMEN

Los hábitats reproductivos y de alimentación, los patrones de movimientos, así como los recursos alimenticios y las condiciones nutricionales y corporales son factores clave en la historia de vida de las aves marinas que se interrelacionan e influyen en el desarrollo reproductivo. Se estudiaron estas características en los skuas pardos (*Stercorarius antarcticus lonnbergi*) que reproducen en Península Potter, Isla 25 de Mayo, Islas Shetland del Sur, Antártida, durante las temporadas 2012/13 y 2013/14. Esta población permanece en la zona entre octubre y abril y luego migra hacia el norte, y mientras permanece en su sitio reproductivo se alimenta principalmente en las colonias de pingüinos. El período reproductivo se dividió en tres etapas: incubación (In), cuidado temprano del pichón (Pi) y pichón volantón (Pv). En cada etapa se colocaron unidades GPS y luego de 10 días se los recuperó, se extrajo una muestra de sangre y se registró la masa corporal. Con los datos de posición se determinó el área de acción, la distancia de desplazamiento diario y el patrón de presencia de los padres a diferentes distancias del nido. Se estudió la dieta por medio del análisis de isótopos estables de C y N en células rojas y plasma. Además, se determinaron parámetros bioquímicos sanguíneos, las condiciones inmunológicas a través de la evaluación de frotis sanguíneos y se determinó el estado corporal por medio de un índice. El área de acción se redujo luego del nacimiento de los pichones y se expandió a la edad de emplume. El nivel de actividad indicado por la distancia de desplazamiento diario aumentó a lo largo del período reproductivo, como también lo hizo el tiempo que los skuas pardos dejaron el nido solo, lo cual se puede relacionar con las necesidades de cuidados y alimentación creciente de los pichones a medida que se desarrollan. En relación con el cambio en las características del movimiento mencionadas, durante el transcurso del período reproductivo hubo un aumento en el aporte de recursos marinos a la dieta, que puede estar vinculado con la disminución en la ingesta de grasas y el aumento en el consumo de reservas proteicas corporales. Este consumo de reservas corporales, sin embargo, no se reflejó en cambios en el estado corporal. La dieta y estado corporal y nutricional no

mostraron diferencias entre los sexos. El estado inmunológico indicó un mayor nivel de estrés en las hembras, lo cual podría estar relacionado con su mayor tiempo de presencia en el nido. El resto de los parámetros de movimientos y uso del espacio no mostraron diferencias entre los sexos. Ni las características de los movimientos ni el patrón de presencia de los padres en el nido estuvieron relacionados con la probabilidad de éxito en la eclosión de huevos. De la misma manera, ni la dieta ni el estado corporal, nutricional o inmunológico mostraron relación con el éxito de eclosión. Sin embargo, cuando el comienzo de la reproducción de los pingüinos coincidió con el comienzo del período reproductivo de los skuas pardos, el éxito de eclosión estuvo relacionado con la sincronización entre la fecha de postura y el pico de postura de los pingüinos. Por el contrario, cuando los pingüinos comenzaron su reproducción en fechas más tempranas, la fecha de postura de los pingüinos no se vinculó con la probabilidad de éxito. Esto sugiere una fuerte dependencia del éxito reproductivo de los skuas pardos a la disponibilidad de alimento en las colonias de pingüinos. La necesidad de recuperación del estado corporal luego de la migración podría impedir adelantar el comienzo de su reproducción para mantenerse en fase con los pingüinos, y la necesidad de realizar una migración posterior podría empujarlos a abandonar el cuidado de los pichones, si hacerlo compromete su posibilidad de supervivencia futura. Nuevas investigaciones sobre la manera en que la cronología reproductiva de los pingüinos y la disponibilidad de alimento en ellas impactan sobre el éxito reproductivo de los skuas pardos, así como sobre el modo en que los movimientos y el comportamiento de los skuas influyen en la probabilidad de pérdida de nidos en etapa de incubación serían muy importantes frente a un escenario de cambio climático que podría modificar el período reproductivo de los pingüinos, y de bajo éxito reproductivo en los skuas pardos.

ABSTRACT

USE OF SPACE, DIET AND BODY CONDITION OF BROWN SKUA (*STERCORARIUS ANTARCTICUS LONNBERGI*) DURING ITS BREEDING PERIOD IN ANTARCTICA

The breeding and feeding habitats, movements patterns, as well as the food and body and nutritional conditions are key factors in the history life of seabirds. Those factors interrelate and at the same time influence the breeding success of seabirds. These characteristics were studied on brown skuas (*Stercorarius antarcticus lonnbergi*) breeding in Potter Peninsula, King George Island, South Shetland Islands during the 2012/13 and 2013/14 seasons. This population is in the study area between October and April, and after that migrates northwards, relaying on penguin colonies as their main food resource during their breeding period. The breeding period was divided into three stages: incubation (In), brooding (Pi) and fledging chicks (Pv). At each stage, GPS dataloggers were deployed on brown skuas and recovered after 10 days, moment in which body mass was registered and a blood sample was taken. Location data were used to determine the home range, the daily flight distance and the nest attendance. Diet was studied through stable isotopes analysis of C and N in blood cells and plasma. Also, blood biochemical parameters, immunological conditions and a body condition index were determined. There was a contraction in the home range after chicks hatching followed by an expansion at fledging stage. The daily activity level, indicated by the daily flight distance increased and the nest attendance decreased throughout the breeding period. This can be related to the needs of care and feeding chicks while they grow. Related to the change in movements, along the breeding period there was an increase of marine resources in the diet, which can be related to a decrease in the consumption of fat and the degradation of muscle reserves. However, there were not changes in body condition. Neither, diet nor body condition showed differences between sexes. The immunological condition suggest a higher level of stress in females which could be related to their higher nest attendance. Other parameters of movements and use of space did not vary between sexes. The hatching success was not related to the movements'

characteristics nor to the nest attendance. In the same way, neither diet, body, nutritional nor immunological conditions were related to the hatching success. However, when the breeding onset of penguins matched that of brown skuas, the hatching success of brown skuas was related to the synchronization between brown skuas' laying date and the laying peak of penguins. In contrast, when the breeding onset of penguins was advanced in the season, the laying date of penguins did not related to the hatching success of brown skuas. This suggests a strong dependency of the brown skuas' breeding success on the food availability in the penguin colonies. The need for recovery of body condition after migration could preclude brown skuas from advancing their breeding onset in order to match the penguins' breeding cycle, and the need of keeping good conditions for the post-breeding migration could lead them to desert their chicks' care if that may compromise their future survivorship. New research on the way the breeding chronology and food availability at penguin colonies affect the breeding success of brown skuas, as well as on the way the movements and behaviour of brown skuas influence their hatching success, is important in a scenario of climate change, that could affect the penguins' breeding chronology, and of low breeding success in brown skuas.

CAPÍTULO I

INTRODUCCIÓN GENERAL

Diversos factores extrínsecos e intrínsecos afectan los movimientos de los animales (Nathan *et al.* 2008). Las características topográficas, climáticas, de vegetación, etc. que favorezcan o dificulten el desplazamiento, la distribución del alimento y el peligro de predación determinan el área en la que los animales se mueven y sus patrones de movimientos (Fryxell *et al.* 2008; Mandel *et al.* 2008; Wittemyer *et al.* 2008; Smulders *et al.* 2012). Por otro lado las necesidades y limitaciones propias, vinculadas con las condiciones internas del animal, su capacidad de percepción y desplazamiento y las obligaciones reproductivas también determinan las características de los movimientos que realizan (Wilmschurst *et al.* 1999; Bowen *et al.* 2001; Nathan *et al.* 2008; Wittemyer *et al.* 2008; Smulders *et al.* 2012).

Todos los requerimientos y limitaciones mencionados influyen también en el consumo de alimento (Bowen *et al.* 2001; Ruckstuhl *et al.* 2003; Hahn *et al.* 2005), ya que los movimientos que los animales realizan determinan el tipo de recursos que pueden alcanzar (Dodge *et al.* 2014) y tienen un costo energético intrínseco, que se compensa con la alimentación (Owen-Smith *et al.* 2010). Este balance entre el costo energético de la locomoción y el aporte energético proveniente de la alimentación, tiene consecuencias en el estado corporal de los animales.

Durante el período reproductivo los animales se ven limitados en sus capacidades de desplazamiento (Bowen *et al.* 2001; Smulders *et al.* 2012). Esto ocurre de manera especial en aves, ya que permanecen vinculadas al sitio de nidificación durante todo el período de crianza (Tveraa *et al.* 1998; Bradley *et al.* 2004). Dicha restricción espacial implica para los reproductores una limitación en los movimientos que pueden realizar y el alimento que pueden obtener, debido a que el tiempo que pueden ausentarse de sus sitios de nidificación está condicionado por las necesidades de la prole.

En rendimiento de los padres en la crianza de su prole es afectado tanto los desplazamientos que realizan como por su estado corporal, ya que influyen tanto en su

capacidad de búsqueda y obtención de alimento, como en el tiempo que pueden dedicar a la defensa de las crías (Tveraa *et al.* 1998; Ritz *et al.* 2005; Hahn *et al.* 2007). En aves particularmente, la reproducción constituye un evento estresante y de elevado gasto energético ya desde la preparación de la hembra para la síntesis del huevo (Carey 1996) y es influenciado por el estado corporal incluso en etapas previas al período reproductivo (Gustafsson *et al.* 1997).

Las condiciones experimentadas por los individuos en las diferentes etapas de su ciclo de vida ejercen una influencia sobre las etapas subsiguientes. En el caso particular de las especies migratorias, el costo energético propio de las actividades reproductivas puede llevar su estado corporal a condiciones sub-óptimas para realizar la migración posterior, afectando de manera indirecta su supervivencia o su desempeño en la temporada reproductiva siguiente, lo que se conoce como efectos de *carry-over* (Norris & Taylor 2006).

Conocer de un modo integral la historia de vida de las especies (ej. sitios reproductivos y de invernada, paradas migratorias, rutas migratorias) es el paso inicial para lograr planificar mecanismos óptimos de manejo y conservación para las especies y sus ambientes (Maxwell *et al.* 2011; Lewison *et al.* 2012). En este sentido, conocer la manera en que las aves marinas se mueven a lo largo de todo su ciclo anual, de qué forma se vinculan esos movimientos con las características ambientales y la obtención de alimento y a su vez, de qué manera esos factores influyen en su estado corporal y en su reproducción es de crucial importancia para identificar los requerimientos y vulnerabilidades de estas especies.

Las aves marinas son monógamas y durante el período reproductivo los adultos generalmente se turnan para realizar viajes de forrajeo en los que se alimentan ellos mismos y llevan alimento a los pichones una vez que eclosionan (Nelson 1974). Estas aves tienen nidadas reducidas con largos períodos de incubación y crianza, y se han registrado cambios en el tiempo dedicado y las distancias alcanzadas durante las actividades de forrajeo entre diferentes etapas del ciclo reproductivo (Croxall 1987). Muchas especies, especialmente aquellas que reproducen en sitios con marcada estacionalidad, realizan migraciones (Nelson 1974) y muchas mantienen durante su

invernada un tipo de vida pelágico, en sitios con abundancia de alimento (Pennycuick 1987).

El skua pardo, *Stercorarius antarcticus lonnbergi* (Figura 1), es un ave marina que nidifica principalmente en la Península Antártica e islas adyacentes (Ritz *et al.* 2008) durante la primavera y el verano y luego del período reproductivo abandona estas áreas y mantiene un estilo de vida pelágico (Furness 1996), distribuyéndose en el Atlántico sur, en latitudes que se desconocen pero que en base a observaciones ocasionales no llegarían más allá del sur de Brasil (Furness 1996). El arribo a los sitios reproductivos ocurre en octubre y permanecen allí hasta abril (*obs. pers.*) y ambos miembros participan de las actividades de crianza (Burton 1968; Pietz 1986) que dura aproximadamente cuatro meses hasta la independización de los pichones (Young 1994).

Las poblaciones de skua pardo que se reproducen en el sector antártico encuentran su principal fuente de alimento en las colonias de pingüinos (Trivelpiece *et al.* 1980; Emslie *et al.* 1995; Reinhardt *et al.* 2000; Malzof & Quintana 2008; Graña Grilli & Montalti 2012). La oferta de alimento en dichas colonias varía según la etapa dentro del período reproductivo. En las etapas iniciales de la estación reproductiva las colonias presentan huevos como principal recurso, que son reemplazados por pichones a medida que avanza la temporada. Hacia el final de la misma, los pichones se encuentran más desarrollados, volviéndose de difícil acceso para los skuas, y finalmente abandonan el sitio quedando sólo carcasas de animales muertos como oferta alimenticia (Müller-Schwarze & Müller-Schwarze 1972; Young 1994).

Teniendo en cuenta la variabilidad en la disponibilidad de recursos alimenticios a la que las parejas de skua pardo se ven expuestas, que es acompañada de un incremento en los requerimientos alimenticios de los pichones a medida que se desarrollan, es posible que esta especie muestre cambios en su ecología trófica, ya sea en los movimientos que realiza como así también en su dieta, a lo largo de la temporada reproductiva (Graña Grilli & Montalti 2015). Por otro lado, la condición de ave migratoria puede implicar que el skua pardo alcance el sitio reproductivo con un déficit en sus reservas energéticas debido al gasto recientemente realizado y deba recuperar un estado corporal adecuado para realizar la siguiente migración luego de la reproducción. Dicha recuperación ocurriría mientras las aves se reproducen y crían a sus pichones, lo que podría limitar su

capacidad de acumulación de reservas. Por ello, es posible también que el skua pardo refleje en diferentes parámetros corporales, las variaciones en sus condiciones energéticas durante este período de su ciclo anual.

El propósito de este estudio fue estudiar el tamaño del área utilizada y el nivel de actividad desarrollada, la dieta y el estado corporal de los skuas pardos durante su período reproductivo en una localidad antártica. Para evaluar los parámetros espaciales y de actividad en diferentes etapas del período reproductivo se colocaron unidades GPS. Para caracterizar la dieta en cada una de esas etapas se realizó el análisis de isótopos estables de C y N en sangre, y se determinó el estado corporal a través del cálculo de un índice de estado corporal y de la determinación de parámetros bioquímicos sanguíneos e inmunológicos.

El presente manuscrito se estructura en un capítulo que describe el área de estudio y la metodología general utilizada para la obtención de muestras (Capítulo II – Área de Estudio y Metodología General) seguido de tres capítulos centrales. En cada uno de ellos se aborda uno de los temas principales de la tesis.

El Capítulo III (Uso del espacio y actividades de individuos reproductores de skua pardo) presenta el análisis del área de acción de los individuos, nivel de actividad diario y el tiempo que los animales transcurren a diferentes distancias del nido y los cambios en esos parámetros a lo largo del período reproductivo y entre los sexos. El Capítulo IV (Dieta de individuos reproductores de skua pardo) aborda el estudio de la dieta del skua pardo durante el período reproductivo por medio del análisis de isótopos estables en sangre. El Capítulo V (Estado corporal, nutricional e inmunológico en individuos reproductores de skua pardo) se ocupa del análisis del estado corporal por medio de la determinación de un índice de estado corporal y de la determinación de parámetros sanguíneos y de las condiciones inmunológicas.

La tesis concluye con una Discusión General (Capítulo VI) que integra las conclusiones alcanzadas en los tres capítulos previos. Por último el Capítulo VII presenta la totalidad de la bibliografía citada a lo largo del manuscrito.

Objetivos

Objetivo general

El objetivo general del presente trabajo fue estudiar el área que el skua pardo ocupa durante su período reproductivo, los movimientos que realiza, el tipo de alimento que utiliza y su estado corporal e identificar si existen variaciones en dichas características a lo largo del período reproductivo y entre los sexos.

Objetivos específicos

- Establecer si el área que los skuas pardos utilizan, el nivel de actividad que realizan y el tiempo que pasan alejados del nido varían entre diferentes etapas del período reproductivo y entre los dos sexos.
- Estudiar la dieta del skua pardo a lo largo del período reproductivo y explorar la existencia de variaciones entre diferentes etapas del mismo y entre sexos.
- Establecer las características del estado corporal de los skuas y sus variaciones a lo largo del período reproductivo y entre sexos.
- Estudiar la influencia de las características de los movimientos, dieta y estado corporal sobre el éxito reproductivo de los skuas pardos.

CAPÍTULO II

ÁREA DE ESTUDIO Y METODOLOGÍA GENERAL

Área de Estudio

El trabajo se desarrolló en Península Potter, ubicada en la Isla 25 de Mayo, Islas Shetland del Sur, Antártida ($62^{\circ}15'S$, $58^{\circ}40'O$) (Figuras 1 y 2). La península presenta una superficie descubierta de hielo de 20 km² en la que cada primavera y verano se congregan poblaciones de aves y mamíferos que acuden a reproducirse o mudar el pelaje. La temperatura promedio entre noviembre y marzo durante las dos temporadas en las que se llevó a cabo el trabajo fue de $0,6^{\circ}C$, con un rango entre los $-8,2$ y $8,4^{\circ}C$,

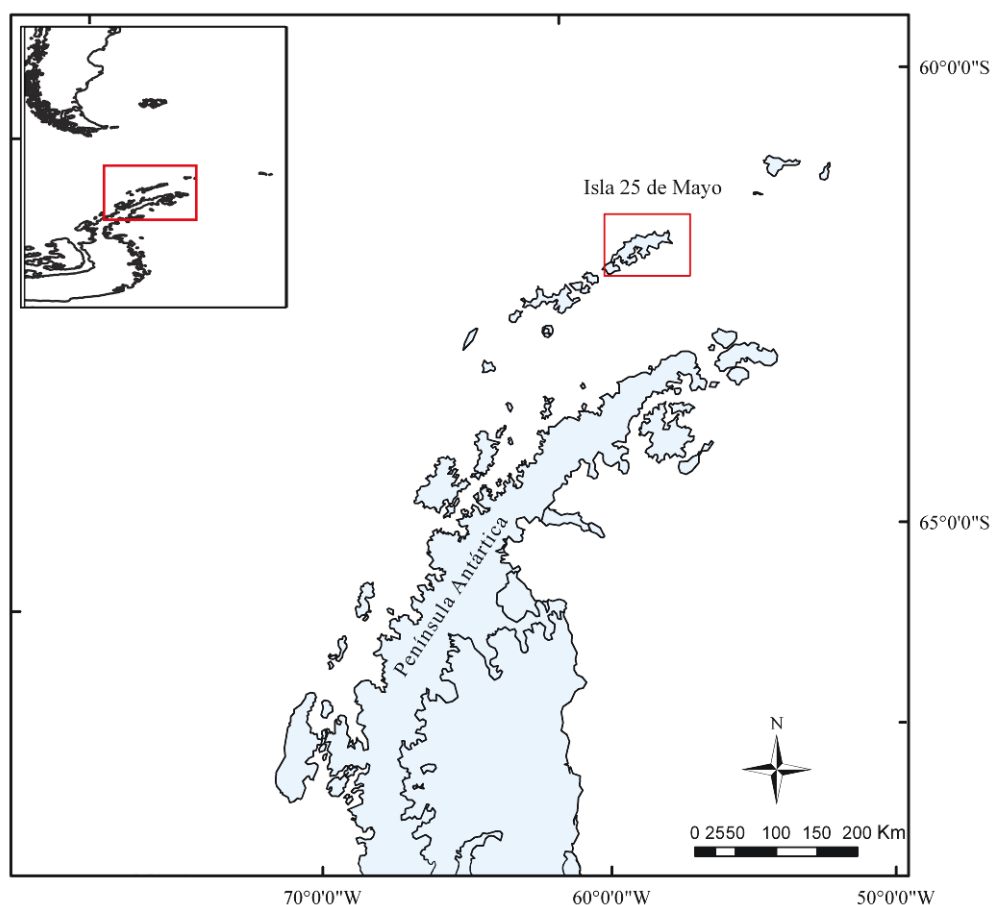


Figura 1. Ubicación de la Isla 25 de Mayo, Islas Shetland del Sur, Antártida.

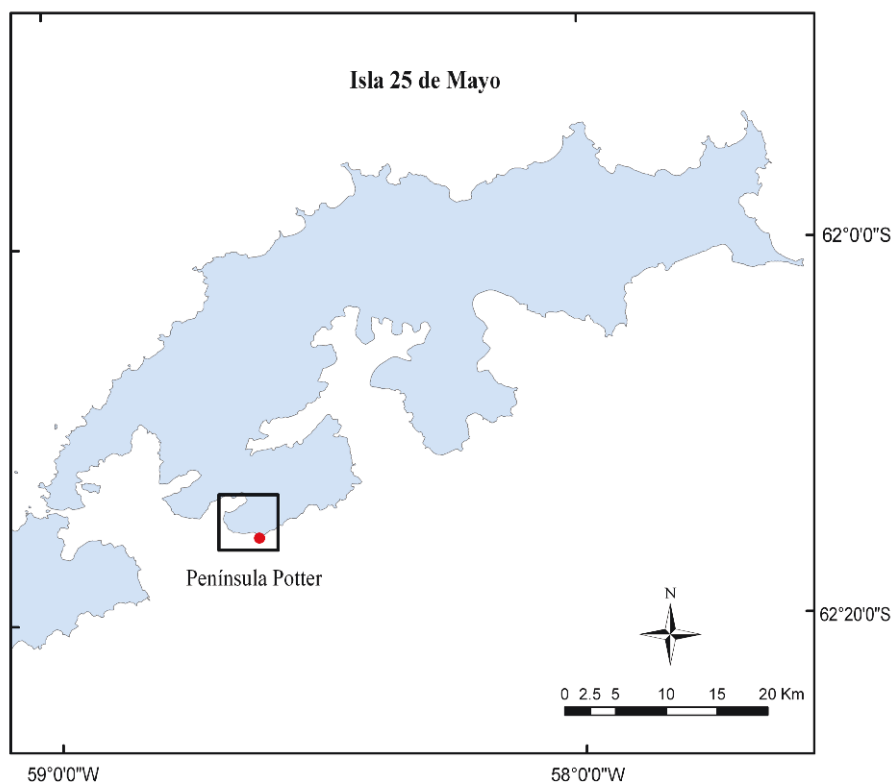


Figura 2. Ubicación de la Península Potter en la Isla 25 de Mayo. El punto rojo señala el sitio de nidificación de la población de skuas pardos en la que se trabajó.

ocurriendo respectivamente en los meses de noviembre la mínima, y enero y febrero la máxima. Los vientos predominantes son del sector este-oeste y durante el período de estudio tuvieron una intensidad promedio de 29 km/h, alcanzando ráfagas de 111 km/h. El promedio de precipitaciones fue de 1,3 mm diarios, con máximo de 11,1 mm, las cuales consistieron mayormente en nieve durante el período de estudio, excepto por los meses de febrero cuando las precipitaciones fueron en su mayoría en forma de lluvia (datos proporcionados por la Estación Meteorológica Jubany, Servicio Meteorológico Nacional) (Figura 3).

Hacia el sudeste de la península se ubica una colonia de pingüinos papúa (*Pygoscelis papua*) y Adelia (*P. adeliae*) de un tamaño aproximado de 7.200 parejas (Carlini *et al.* 2009), y en diferentes sectores nidifican también petreles gigantes del sur (*Macronectes giganteus*), petreles de Wilson (*Oceanites oceanicus*) y de las tormentas de vientre blanco (*Fregetta tropica*), gaviotines (*Sterna vittata*), gaviotas (*Larus*

dominicanus) y palomas antárticas (*Chionis alba*). Además la península es una zona de reproducción de elefantes marinos (*Mirounga leonina*) y hacia el final del verano arriban lobos marinos antárticos (*Arctophoca gazella*) a mudar. En este área además se encuentran en simpatría los skuas pardo y polar del sur (*S.*



Figura 3. Área de estudio en Península Potter, Isla 25 de Mayo, en momento de alta cobertura de nieve.

maccormicki) entre los meses de octubre y marzo. Ambas especies nidificaron históricamente en este sitio (Ritz *et al.* 2006), aunque en el caso del skua polar del sur los últimos nidos se registraron en 2010 (*pers. obs.*) y desde el año 2012 que no se registran intentos nidificación a pesar de que la especie se encuentra en el área (Graña Grilli 2014).

Especie estudiada

El skua pardo es un ave marina que se reproduce en la Península Antártica, islas antárticas y subantárticas (Ritz *et al.* 2006) entre octubre y marzo. Durante este período su alimentación es oportunista, principalmente carroñera y depredadora (Reinhardt *et al.* 2000). En los sitios en los que se encuentra en simpatría con el skua polar del sur se produce una partición de recursos que consiste en la monopolización de los recursos terrestres por parte del skua pardo, forzando al skua polar del sur a alimentarse en el mar (Pietz 1987; Reinhardt 1997; Malzof & Quintana 2008; Graña Grilli & Montalti 2012).

En sus sitios reproductivos el skua pardo se mantiene en estrecha asociación con colonias de pingüinos y de otras aves marinas, en las cuales aprovecha huevos, pichones y carroña e incluso adultos de especies pequeñas como alimento (Moncorps *et al.* 1998; Reinhardt *et al.* 2000; Anderson *et al.* 2009). En las colonias de pingüinos preda sobre pichones e individuos adultos vulnerables y roba huevos de los nidos (Trivelpiece *et al.* 1980; Brooke 1985; Pietz 1987; Emslie *et al.* 1995) y aprovecha las carcasas de pingüinos muertos (Hahn *et al.* 2005) (Figura 4).



Figura 4. Skuas pardos en actividades de búsqueda de alimento en una colonia de pingüinos papua, y de alimentación carroñera. (Podestá, 2012).

La especie tiene comportamiento territorial, defendiendo sus territorios de nidificación frente al ingreso de cualquier intruso, y en muchos casos manteniendo también un territorio de alimentación dentro del cual monopolizan el uso de los recursos (Pietz 1987; Hahn & Peter 2003; Hahn & Bauer 2008). La defensa de los territorios tiene lugar por medio de una serie de despliegues de advertencia y ataques aéreos al intruso (Burton 1968*b*; Trivelpiece *et al.* 1980; Hahn & Peter 2003) (Figura 5).

Tiene un alto grado de fidelidad tanto al territorio de nidificación como a la pareja (Burton 1968; Parmelee & Pietz 1987), y forma parejas monógamas en las que ambos miembros se ocupan de la defensa de sus territorios (Hahn & Bauer 2008). Por lo general ponen dos huevos, aunque también pueden poner sólo uno, en un único intento reproductivo en cada temporada, sin posibilidad de realizar una segunda nidada en caso de pérdida (Burton 1968).



Figura 5. Despliegue de alarma de un skua pardo incubando y comportamiento agresivo sobre un skua intruso dentro del territorio de nidificación. (Podestá, 2012).

Durante el período reproductivo ambos miembros de la pareja se ocupan de la incubación y cuidado de los pichones (Pietz 1986), con una división parcial de las actividades, con una mayor dedicación al forrajeo por parte del macho y al cuidado de los pichones por parte de la hembra (Burton 1968; Trivelpiece *et al.* 1980). Los pichones son semialtriciales y requieren los cuidados de los padres para alimentación y protección frente al clima y los predadores durante aproximadamente tres meses hasta su independización (Young 1994).

Otra de las características de la especie es su dimorfismo sexual reverso por el cual la hembra tiene mayor tamaño corporal, reflejado tanto en la masa corporal como en medidas morfológicas (Phillips *et al.* 2002). Sin embargo, esta diferencia de tamaño tiene un alto nivel de solapamiento entre los sexos, por lo que no permite la determinación confiable de los sexos en el campo, como tampoco lo posibilitan el comportamiento ni las vocalizaciones (Janicke *et al.* 2007) (Figura 6).



Figura 6. Pareja de skua pardo (*Stercorarius antarcticus lonnbergi*). (Di Sallo, 2013).

Captura y toma de muestras

El trabajo de campo se realizó entre los meses de noviembre y marzo de las temporadas 2012/13 y 2013/14. Debido al bajo número de parejas reproductivas en ambas temporadas se trabajó sobre la totalidad de la población reproductiva de la Península Potter (2012/13, $n = 12$; 2013/14, $n = 10$). En algunos casos no fue posible la recaptura de ambos miembros de la pareja, por lo que la cantidad de individuos estudiados no duplica exactamente al número de parejas.

El período reproductivo fue dividido en 3 etapas: incubación (In), cuidado temprano del pichón (Pi) y pichón volantón (Pv) (Figura 7). Se consideró que la etapa de cuidados tempranos de pichón comenzó al momento de su nacimiento y la de pichón volantón en el momento en el que el pichón se encuentra mudando sus plumas de vuelo, lo que comienza a ocurrir alrededor del mes de edad. Debido a la alta pérdida de nidos, la cantidad de individuos sobre la que se trabajó en cada etapa fue variable en ambos años (Tabla 1, Apéndice 1).

Tabla 1. Número de individuos de skua pardo estudiados en cada etapa del período reproductivo y temporada.

Etapa	<i>n</i>	
	2012/13	2013/14
In	18	16
Pi	9	6
Pv	7	3

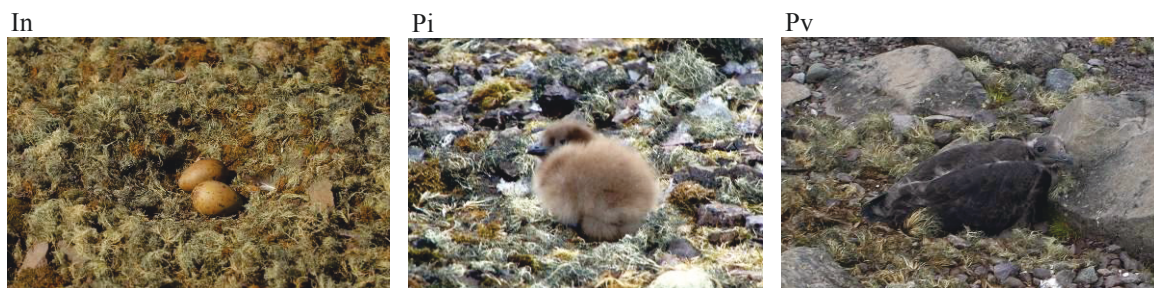


Figura 7. Características de la nidada en las tres etapas en las que se dividió el período reproductivo (In: incubación, Pi: cuidado temprano del pichón, Pv: pichón volantón). (Graña Grilli, 2010).

Captura y registro de medidas corporales

La captura se realizó utilizando un arma que dispara una red (*net-gun*) por medio de aire que se comprime en su interior utilizando un inflador de pie. La red posee pesos en sus cuatro extremos que son los que transmiten la fuerza del disparo, y se encuentra atada a la *net-gun* para impedir que el ave se escape con la red enganchada al cuerpo. La misma se disparó a animales en vuelo en el momento en que atacaban al operario en la proximidad del nido (Figura 8) y cayeron al suelo, en todos los casos, sin lesiones.

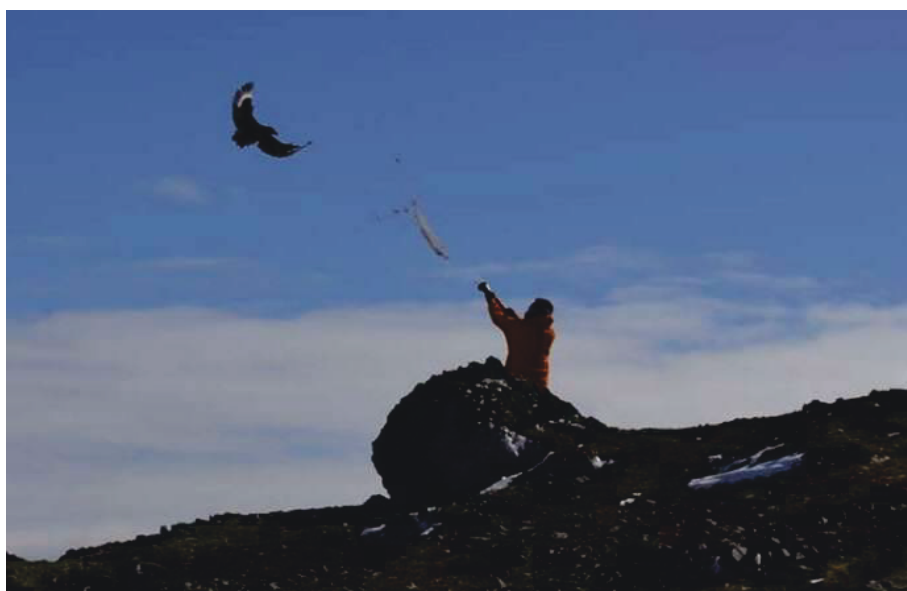


Figura 8. Captura utilizando una *net-gun* que dispara una red sobre un skua pardo en vuelo. (Días, 2014).

Las aves fueron liberadas de la red y mantenidas inmovilizadas mientras se las procesaba y luego liberadas en el mismo lugar. En cada una de las etapas mencionadas anteriormente se realizaron dos capturas de ambos miembros de cada pareja. En la captura inicial de cada ave se registró su peso y las medidas de culmen, alto del pico en su base y en el gonis, ancho del pico, tarso, cuerda del ala, largo del ala extendida y de la cola.

Colocación y recuperación de unidades GPS

En la primera captura de cada etapa se colocó un GPS pegado a las plumas del dorso a la altura de las alas con cinta adhesiva tipo tape (Sylver®) (Phillips *et al.* 2003) (Figuras 9 y 10). Luego de aproximadamente 10 días se realizó la segunda captura en la que se recuperó la unidad GPS.



Figura 9. Unidad GPS colocada con cinta tipo Tape en las plumas dorsales de un skua. (Graña Grilli, 2012).

Toma y conservación de muestras de sangre

En la segunda captura de cada etapa se extrajeron muestras de sangre de 4 ml de la vena braquial utilizando agujas calibre 22. En ese momento, además, se volvió a registrar el peso corporal. Una gota de la muestra de sangre se utilizó para realizar un frotis y el resto se conservó en un tubo con heparina sódica para evitar la coagulación. Una vez en el laboratorio la sangre se centrifugó a 3.500 rpm durante 10 min para separar el plasma de la parte celular.

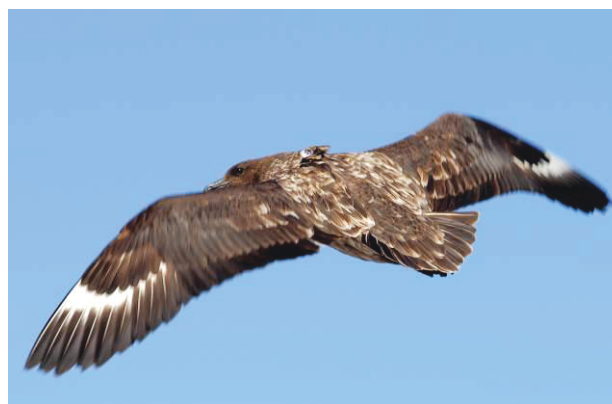


Figura 10. Ejemplares de skua pardo con unidad GPS colocada en las plumas dorsales. (Podestá, 2012).

Preparación de muestras para el estudio de dieta

Una muestra de 0.5 ml de plasma y otra del mismo volumen de células rojas se conservaron con 0.7 ml de etanol 70% para analizar sus proporciones de isótopos estables de C y N. Dichos análisis se llevaron a cabo en el Centre d'Études Biologiques de Chizé, Francia.

Preparación de muestras para el estudio del estado corporal

La muestra de plasma restante (aproximadamente 1 ml) se conservó congelado a -20°C para la determinación de parámetros bioquímicos. Los frotis se fijaron por inmersión en metanol durante tres minutos y se dejaron secar a temperatura ambiente.

Sexado

El sexado de las aves se realizó por medio de técnicas moleculares (Griffiths *et al.* 1998) a partir de parte de las muestras de células sanguíneas en el Centre d'Études Biologiques de Chizé.

CAPÍTULO III

USO DEL ESPACIO Y ACTIVIDADES DE INDIVIDUOS REPRODUCTORES DE SKUA PARDO

Introducción

Ecología del movimiento en animales

El área en la que los animales se mueven a lo largo de toda su vida así como el uso que hacen de los diferentes espacios que habitan es un factor importante de su historia de vida (Nathan *et al.* 2008). Su estudio permite identificar los sitios de alimentación y reproducción y sus características, así como sitios de paso migratorio o de parada y descanso durante las migraciones. Reconocer y caracterizar cada uno de estos sitios ocupados por las especies es de crucial importancia para identificar áreas importantes en el ciclo de vida de las especies, así como para prever el impacto que las modificaciones a las que se los someta podrían tener sobre las especies (Kie *et al.* 2002) y proponer programas de protección y manejo apropiados (Lewison *et al.* 2012).

El área utilizada y los movimientos que realizan los animales varían durante el año (Hyrenbach *et al.* 2002; Smulders *et al.* 2012; Weimerskirch *et al.* 2014). Cambios de pequeña y mediana escala en el área utilizada, así como también en el tipo de actividades desarrolladas, ocurren entre diferentes momentos del ciclo anual (Dahle & Swenson 2003). Todos estos cambios dependen de factores ambientales, como la disponibilidad de recursos alimenticios y factores climáticos (Anderson *et al.* 2005; Nathan *et al.* 2008), y de características propias del ciclo de vida, como el desarrollo y la reproducción, que restringen su capacidad de desplazamiento (Hyrenbach *et al.* 2002; Dahle & Swenson 2003; Nathan *et al.* 2008; Smulders *et al.* 2012). Estos cambios en el área utilizada y los movimientos están limitados por, y a su vez influyen en, el estado corporal de los individuos, por medio de la influencia recíproca ejercida entre ambos, y de la debida al alimento que obtienen (Tveraa *et al.* 1998; Nathan *et al.* 2008).

Las actividades reproductivas imponen una limitante a los desplazamientos realizados por las aves marinas. Su estrategia de forrajeo desde un sitio central, las

vincula a un punto fijo durante el período de incubación y crianza al que deben regresar con regularidad (Tveraa *et al.* 1998; Bradley *et al.* 2004), lo que impone una limitación temporal en el área que pueden recorrer (Quillfeldt *et al.* 2005; Gaston *et al.* 2007). De este modo, el período reproductivo reduce su capacidad de búsqueda de alimento, a la vez que exige la optimización de dicha actividad para garantizar la supervivencia de la nidada y de los mismos padres (Weimerskirch *et al.* 1997; Tveraa *et al.* 1998; Weimerskirch & Lys 2000; Markones *et al.* 2010).

A lo largo de las diferentes etapas del período reproductivo, puede haber cambios en los requerimientos de cuidados, y por consiguiente, en las restricciones de desplazamiento que imponen a los padres. El tiempo de permanencia en el nido durante la incubación y el crecimiento de los pichones se modifica progresivamente, así como la frecuencia de alimentación de los pichones a medida que se desarrollan (Croll *et al.* 1991; Weimerskirch & Cherel 1998; Weimerskirch & Lys 2000; Weimerskirch *et al.* 2000; Bujoczek & Ciach 2009; Houston *et al.* 2011). Durante esta etapa del ciclo de vida de las aves, la selección y acondicionamiento del sitio de nidificación y las actividades de incubación, empolle, alimentación y defensa de los pichones, pueden determinar cambios tanto en el tamaño y ubicación del área en la que se mueven, como en los patrones de movimientos que realizan.

Diferentes técnicas son utilizadas para el estudio de movimientos en aves. Ejemplos de ellas son la observación y registros de anillado (Francis & Cooke 1990; Navedo *et al.* 2010; D'Amico *et al.* 2014) y la utilización de equipos que registran posiciones (Tomkiewicz *et al.* 2010) o intensidad lumínica, a partir de la cual se deriva la posición (Bridge *et al.* 2013; Jahn *et al.* 2013). Más recientemente, el análisis de marcadores internos como los isótopos estables, también ha permitido identificar sitios de origen de aves migratorias (Marra *et al.* 1998; Wassenaar & Hobson 2000). Además de su aplicación para determinar movimientos a gran escala, muchas de estas técnicas permiten realizar estudios a escalas menores, tanto durante el período reproductivo como de invernada y durante las paradas migratorias (Bost *et al.* 1997; Hyrenbach *et al.* 2002; Cohen *et al.* 2010; Hedlin *et al.* 2013). Ello permite identificar las áreas utilizadas para diferentes fines, patrones específicos de los movimientos y de comportamiento, y de esa

manera reconocer el modo en que las aves se relacionan con el ambiente en diferentes momentos de su ciclo de vida, e identificar sus necesidades y vulnerabilidades.

Movimientos del skua pardo

La población de skua pardo de Península Potter realiza migraciones anuales luego de la finalización del verano, retornando a Península Potter en octubre. Durante el período reproductivo las parejas de skua pardo establecen un territorio de nidificación que defienden ante el ingreso de intrusos (Pietz 1987; Hahn & Peter 2003). Muchas parejas defienden también territorios de alimentación, dentro de los cuales pueden o no estar incluidos sus territorios de nidificación, mientras que otras no poseen territorios de alimentación y se alimentan de modo oportunista por intrusión en territorios de otras parejas, y en territorios no defendidos (Trivelpiece *et al.* 1980; Hahn & Peter 2003; Hahn & Bauer 2008). Ambos miembros de la pareja participan tanto de la incubación como de los cuidados y alimentación de los pichones, y a pesar de que se ha indicado que las hembras permanecerían una mayor parte del tiempo en las inmediaciones del nido mientras los machos realizarían una mayor cantidad de viajes de forrajeo (Furness 1987; Pietz 1987), trabajos más recientes no han encontrado diferencias entre los sexos en las actividades que desarrollan (Bertoldi Carneiro *et al.* 2014, 2015).

Los niveles de actividad diarios fueron estudiados en pocos casos que revelaron diferentes patrones. En un caso se encontró un bajo nivel de actividad nocturna, con pocos movimientos, vuelos esporádicos y escasa actividad de alimentación durante esas horas (Young *et al.* 1988), mientras que en otro no se encontró correlación entre las actividades de alimentación y descanso y la hora del día (Pietz 1986). Por otro lado, se ha informado una disminución en el tiempo de presencia en el nido desde los períodos de incubación y empole y etapas posteriores del período reproductivo (Pietz 1987).

A lo largo del período reproductivo, las actividades realizadas por los skuas pueden variar de acuerdo con las exigencias propias de las diferentes etapas (Pietz 1986). El área en la que los skuas se mueven, la distancia, frecuencia y duración de los viajes de forrajeo y el tiempo de permanencia en las inmediaciones del nido pueden variar con los requerimientos de incubación, empole, protección frente a eventos climáticos adversos

y alimentación que presentan los huevos y pichones en diferentes etapas de su desarrollo.

Objetivos

Objetivo general

Determinar el área de acción utilizada por los individuos de skua pardo, el tiempo invertido en actividades de forrajeo y cuidado del nido, y sus variaciones a lo largo de la estación reproductiva.

Objetivos específicos

- Evaluar la existencia de variabilidad en el área de acción utilizada y nivel de actividad realizada por los skuas pardos a lo largo del período reproductivo.
- Evaluar el tiempo que los individuos dedican a los cuidados del nido a lo largo del período reproductivo.
- Comparar los parámetros anteriormente mencionados entre los sexos.
- Evaluar los efectos de la distancia del nido a los sitios de forrajeo, la actividad diaria y el tiempo de ausencia del nido sobre el éxito reproductivo del skua pardo.

Hipótesis y Predicciones

- La presencia de los skuas en sus nidos varía con la demanda de la etapa de la crianza en la que se encuentren.

El área de acción durante la etapa de cuidados tempranos de los pichones será más reducida que durante las otras dos etapas y la distancia de desplazamiento diario y el tiempo que pasan alejados del nido será mayor en la etapa de pichón volantón que en las dos más tempranas.

- Hay una mayor inversión de los machos a la alimentación de los pichones y de las hembras a la defensa del nido.

La distancia de desplazamiento diario será mayor en machos que en hembras y la presencia en el nido será mayor en las hembras.

- La localización del nido en relación a los sitios de forrajeo, el nivel de actividad y el tiempo de cuidado del nido incide en el éxito reproductivo de las parejas.

Las parejas que tengan sus nidos localizados más cerca de sus territorios de alimentación, menor distancia de desplazamiento diario y que pasen más tiempo cerca del nido tendrán mejor éxito reproductivo.

Materiales y Métodos

Recolección de datos

Se estudió el uso del espacio y el tiempo invertido en diferentes actividades por los individuos reproductores de skua pardo en Península Potter durante los períodos reproductivos comprendidos entre noviembre y marzo de las temporadas 2012/13 y 2013/14.

El período reproductivo se subdividió en tres etapas (ver Capítulo II): 1) incubación (In); 2) cuidado temprano del pichón (Pi) y 3) pichón volantón (Pv). Al comienzo de cada una de estas etapas se colocaron unidades GPS (CatTrack GPS Logger, Perthold Engineering) a ambos adultos de cada pareja configurados para registrar datos de posición geográfica a intervalos de 10 min. Dichos dispositivos se aislaron dentro de una manguera termocontraíble que se selló en ambos extremos por termofusión para impermeabilizarlos, y se sujetaron con cinta adhesiva tipo tape (Sylver[®]) a las plumas dorsales a la altura de las alas. La recuperación de los GPSs se realizó luego de aproximadamente 10 días de la colocación. En la mayoría de los casos se logró colocar y recuperar los GPSs de ambos miembros de la pareja en el mismo día, lo que permitió tener información complementaria de los movimientos de los dos individuos en simultáneo.

El peso de los dispositivos utilizados fue de 20g, lo que representa menos del 1,5% de la masa de los skuas estudiados. Este porcentaje está por debajo del límite de 3% recomendado para evitar efectos perjudiciales sobre el desempeño y supervivencia de los individuos (Phillips *et al.* 2003; Rae *et al.* 2009).

Parámetros calculados

Los datos de posición (latitud y longitud) fecha y hora obtenida fueron procesados con los programas ArcGIS 10.1 y Geospatial Modelling Environment (GME). Todos los análisis estadísticos se realizaron utilizando el programa R 3.1.2 (R Core Team 2014).

Área de acción

Para representar el área en la que los skuas pardos se mueven durante el período reproductivo, se calculó el polígono correspondiente al área de acción (*home-range*) 95% (Kie *et al.* 2010) para cada individuo y en cada una de las etapas del período reproductivo.

El cambio del tamaño y distribución del área de acción entre etapas consecutivas y para la etapa de incubación entre los diferentes años se cuantificó utilizando el método de análisis STAMP (Spatial-Temporal Analysis of Moving Polygons) (Smulders *et al.* 2012). Por medio de la comparación de los polígonos de área de acción en dos etapas t_1 y t_2 se calcula el área de fidelidad como aquella que es compartida por ambos polígonos, el área de expansión, como la parte del polígono correspondiente a t_2 que no había sido utilizada en t_1 , y el área de contracción, como las áreas de uso en t_1 que no se repiten en t_2 (Figura 11). Los valores absolutos de fidelidad, expansión y contracción se expresaron como valores porcentuales respecto del área de acción total en $t_1 + t_2$.

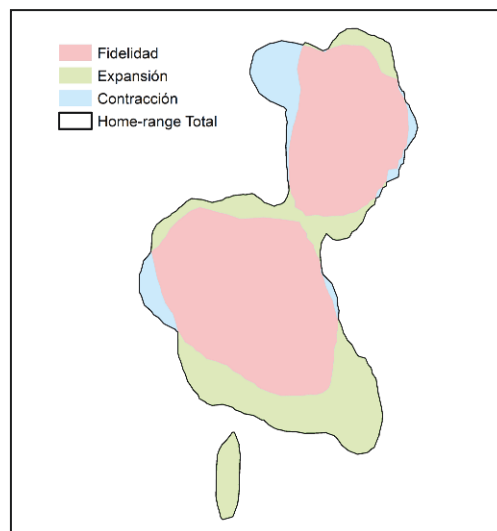


Figura 11. Ejemplo de cálculo de las áreas de fidelidad, contracción y expansión a partir del área de acción total entre dos tiempos.

Actividad diaria

El nivel de actividad diaria realizada por los skuas en las diferentes etapas se estimó por medio de la distancia total de desplazamiento diario calculada a partir de los puntos de posición sucesivos utilizando el programa GME.

Distancia y ausencia del nido

Para estimar el tiempo que los skuas pasan a diferentes distancias del nido en cada etapa del período reproductivo se calculó la distancia entre el nido cada localización del skua. Se utilizaron únicamente datos que hubieran sido registrados en ambos miembros de cada pareja con no más de cinco minutos de diferencia entre ellos.

Se definieron seis áreas alrededor del nido de radios de 50, 100, 150, 200, 250 y 300 m, respectivamente, y para cada posición se determinó si el individuo se encontraba dentro o fuera de cada una de las áreas. Con estos datos se calculó la proporción de localizaciones de cada día en la que cada individuo se encontró dentro o fuera de cada una de las seis áreas.

Se determinó la posición aproximadamente simultánea de cada uno de los miembros de la pareja respecto del nido, utilizando cada una de las seis áreas de referencia. Para ello, para cada pareja se parearon temporalmente los registros de ambos miembros (no más de cinco minutos de diferencia entre la localización de cada uno) y a partir de la ubicación relativa a cada una de las seis áreas definidas, se estableció la proporción de registros en los que se encontró presente uno, ambos o ninguno de los padres dentro de cada área.

Distancia al sitio de forrajeo y éxito reproductivo

Se midió la distancia lineal entre cada nido y el borde más cercano de la colonia de pingüinos más cercana incluida dentro del área de acción 95% del individuo durante la etapa de In (Figura 12). Este parámetro se comparó entre individuos que perdieron la nidada durante la etapa de In y e individuos cuyos huevos eclosionaron.

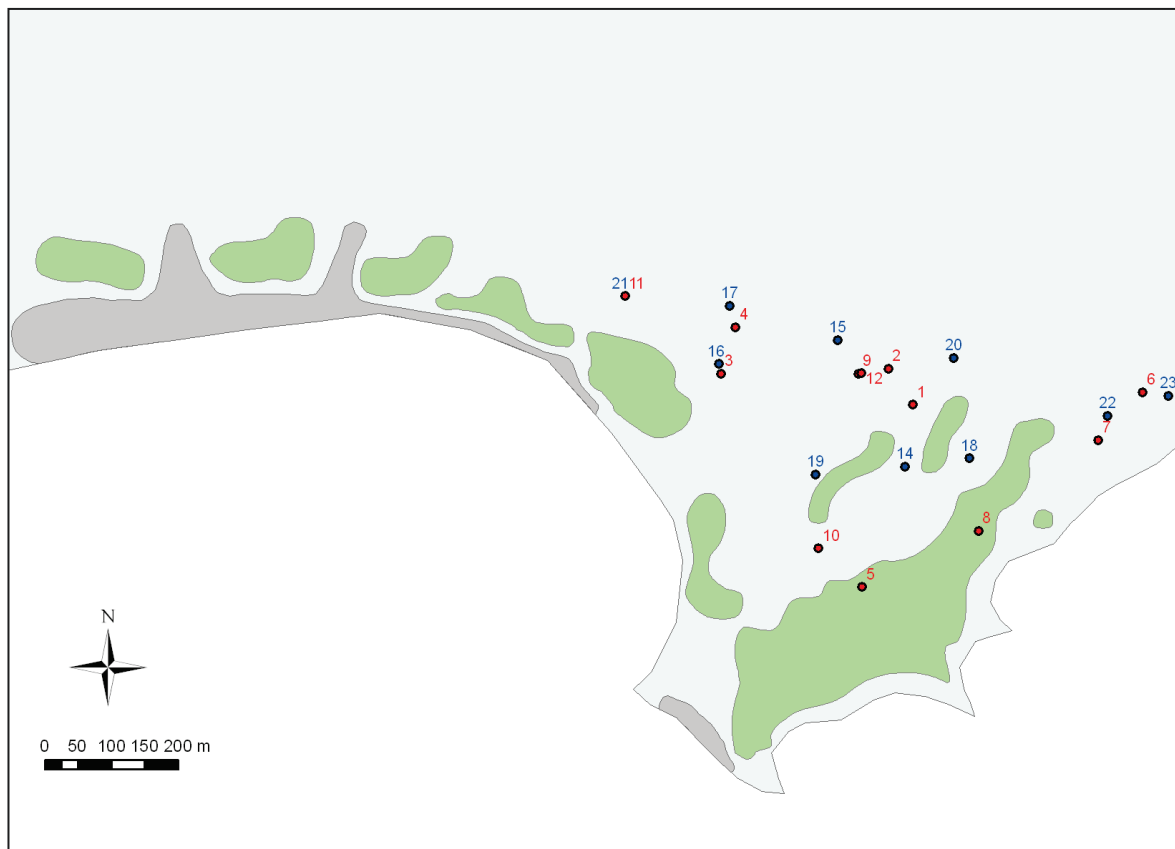


Figura 12. Localización de los nidos de skua pardo en las temporadas 2012/13 (rojo) y 2013/14 (azul). Se indican las ubicaciones de las colonias de pingüinos Adelia (*Pigoscelys adeliae*) y papua (*P. papua*) (áreas en verde) y los asentamientos de elefantes marinos (*Mirounga leonina*) (áreas en gris).

Análisis de datos

El tamaño del área de acción y el desplazamiento diario promedio se compararon entre las diferentes etapas utilizando modelos lineales generalizados mixtos (GLMM) en los que se consideraron la identidad de los individuos y el año como variables aleatorias. Para realizar el análisis se utilizó la función lme ajustada por máxima verosimilitud. Esta función supone una distribución normal de los datos, por lo que el área de acción fue transformada con la función log.

En la etapa de In (la que mayor número individuos incluyó) el 54.4% de las áreas de acción calculadas correspondieron a individuos para los que se obtuvieron datos en las

dos temporadas. Por este motivo las comparaciones entre sexos se realizaron utilizando el mismo modelo y considerando la identidad de los individuos y la temporada como factores aleatorios.

Los porcentajes de fidelidad, expansión y contracción entre etapas sucesivas se compararon también por medio GLMM. Los porcentajes de expansión y contracción no mostraron normalidad de sus residuos, pero debido a que su transformación provocó la pérdida de la normalidad de los datos de porcentaje de fidelidad los tres parámetros fueron analizados sin transformación mediante este modelo, que además de ser robusto permite incorporar la identidad del ave y el año como factores aleatorios, y ser coherente con el análisis realizado para el tamaño del área de acción, del cual estos parámetros se derivan.

La distancia de desplazamiento diario promedio se utilizó como estimador del nivel de actividad desarrollado por los skuas. Para evaluar la incidencia de este parámetro en el éxito de eclosión de huevos se comparó la distancia de desplazamiento diario promedio durante la etapa de In entre los individuos que perdieron la nidada durante dicha etapa y aquellos cuyos huevos eclosionaron. Para ello se utilizó un GLMM para una distribución binomial de la variable respuesta (función `glmer`), incorporando como factor aleatorio la identidad de los individuos y la temporada.

La proporción de registros dentro y fuera de cada una de las seis áreas definidas alrededor de los nidos se utilizó como indicador del tiempo que los skuas pasaron dentro o fuera de ellas. Se comparó la proporción de tiempo que los skuas dejan su nido solo, al cuidado de solo uno de los miembros, y con la presencia de ambos padres entre las etapas del período reproductivo dentro de cada una de las seis áreas. Para ello se realizaron GLMMs con distribución normal (función `lme`), ajustados por máxima verosimilitud y considerando el nido como factor aleatorio. Se comparó también la proporción de presencia de machos y hembras a cada distancia, utilizando el mismo modelo e incorporando el nido y la etapa como factores aleatorios. Por último, las cuatro posibilidades de presencia paterna (ambos padres, sólo el macho, sólo la hembra o ninguno) durante la etapa de In se compararon en las seis áreas entre nidos en los que se perdió la nidada en la etapa de In y aquellos en los que nacieron los pichones. Para esto

se realizaron GLMMs para distribución binomial de la variable respuesta, incorporando el nido como factor aleatorio.

Distancia entre el nido y el sitio de forrajeo se comparó entre individuos que perdieron la nidada en la etapa de In y aquellos cuyos pichones eclosionaron. El análisis se realizó por medio de un GLMM para una distribución binomial de la variable respuesta (función glmer), incorporando como factor aleatorio la identidad de la pareja y la temporada.

Resultados

Área de acción

El total de datos registrados por los GPSs fue de 29.378 en la temporada 2012/13 y 34.147 en 2013/14 (Figuras 13 y 14). A partir de ellos se calcularon 58 áreas de acción del 95% con un promedio de 1.095 datos ($DE = 505$) en cada uno de ellos (Apéndice 1).

Cuando se consideró la totalidad de las áreas de acción calculadas se observó una tendencia a una reducción de tamaño entre las etapas de In y Pi y un aumento de tamaño entre las etapas de Pi y Pv, aunque esas diferencias no fueron estadísticamente significativas (In vs. Pi: $t = -1,90$, $p = 0,07$; Pi vs. Pv: $t = 1,77$, $p = 0,09$) (Tabla 2). Sin embargo, cuando se eliminaron los datos de siete individuos que no fueron sexados las diferencias mostraron ser significativas (In vs. Pi: $t = -2,22$, $p = 0,04$; Pi vs. Pv: $t = 2,47$, $p = 0,03$).

Tabla 2. Tamaño del área de acción de los skuas pardos en cada una de las etapas de su período reproductivo.

	$\bar{X}(m^2)$	DE	n
In	114.381	133.863	35
Pi	78.599	118.698	16
Pv	374.979	461.706	7

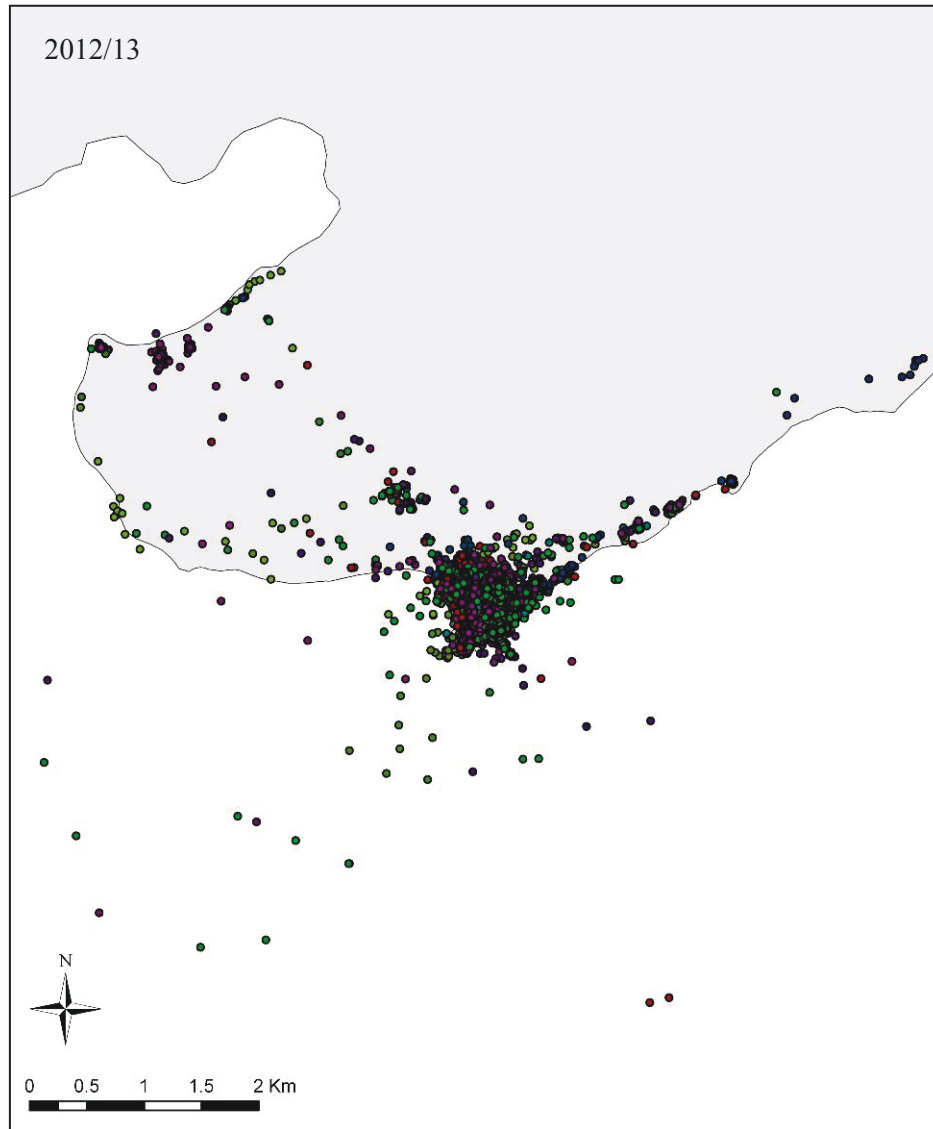


Figura 13. Localizaciones obtenidas de 18 skuas pardos durante su período reproductivo en la temporada 2012/13 en Península Potter.

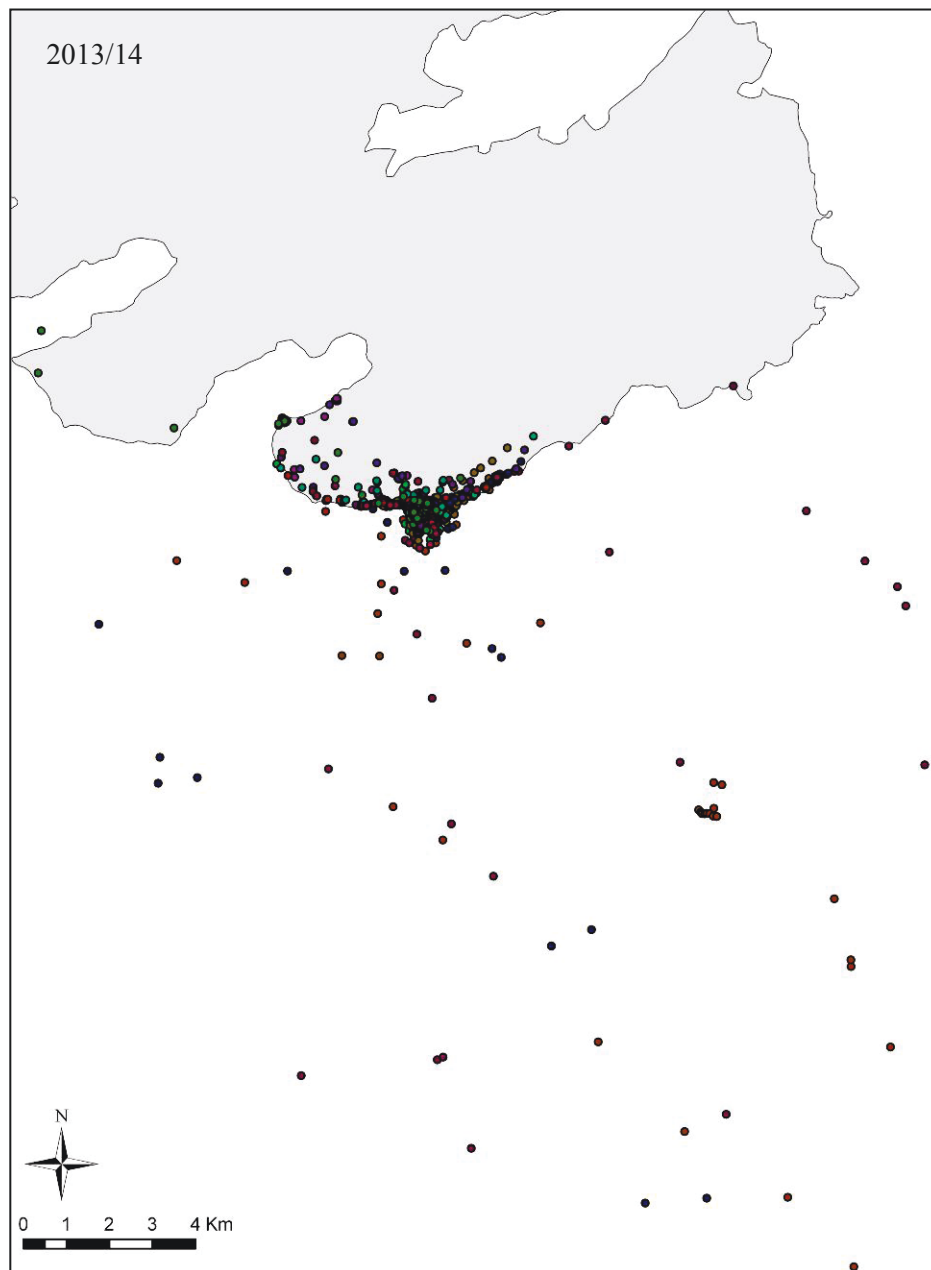


Figura 14. Localizaciones obtenidas de 21 skuas pardos durante su período reproductivo en la temporada 2012/13 en Península Potter.

No se encontraron diferencias significativas entre los sexos en el tamaño del área de acción en ninguna de las etapas (Tabla 3).

Tabla 3. Tamaño del área de acción de machos y hembras de skua pardo en cada una de las etapas del período reproductivo.

	Machos			Hembras			<i>t</i>	<i>p</i>
	$\bar{X}(m^2)$	<i>DE</i>	<i>n</i>	$\bar{X}(m^2)$	<i>DE</i>	<i>n</i>		
In	84.228	49.284	13	83.087	64.583	15	0,16	0,87
Pi	45.180	18.938	6	35.234	25.192	7	1,30	0,22
Pv	511.094	614.714	2	320.532	460.784	5	0,59	0,59

El porcentaje de fidelidad al área de acción en la transición entre las etapas In y Pi y entre Pi y Pv no fue significativamente diferente ($t = -2,28$, $p = 0,08$), mientras que sí lo fueron los porcentajes de contracción ($t = -2,49$, $p = 0,07$) y expansión ($t = 3,29$, $p = 0,03$) (Tabla 4).

Entre las etapas In y Pi el porcentaje de fidelidad no fue diferente al de expansión ($t = -1,60$, $p = 0,14$) ni al de contracción ($t = -0,70$, $p = 0,50$), mientras que el porcentaje de contracción sí fue mayor al de expansión ($t = -4,31$, $p < 0,001$). Entre las etapas Pi y Pv el porcentaje de fidelidad al área de acción fue similar al de contracción ($t = 1,65$, $p = 0,17$) y significativamente menor al de expansión ($t = -9,46$, $p < 0,001$). Sin embargo, la tendencia a una mayor área de expansión que de contracción entre estas dos etapas no fue significativa estadísticamente ($t = -2,50$, $p = 0,07$) (Tabla 4).

Al comparar el área de acción de los mismos individuos en años consecutivos durante la etapa de In, se observa que el porcentaje de fidelidad no fue diferente del de contracción ($t = -0,09$, $p = 0,93$), pero sí fue mayor que el de expansión ($t = -0,49$, $p = 0,03$), y que el porcentaje de expansión fue, a su vez, mayor al de contracción ($t = -3,40$, $p < 0,01$) (Tabla 4).

Tabla 4. Porcentajes y valores absolutos de los niveles de fidelidad, contracción y expansión del área de acción de los skuas pardos entre etapas consecutivas de su ciclo reproductivo y entre dos años sucesivos durante la etapa de incubación.

t_1	t_2	Fidelidad			Contracción			Expansión			n
		$\bar{X}(\%)$	$\bar{X}(m^2)$	$DE(m^2)$	$\bar{X}(\%)$	$\bar{X}(m^2)$	$DE(m^2)$	$\bar{X}(\%)$	$\bar{X}(m^2)$	$DE(m^2)$	
In	Pi	46,2	41.062	21.928	33,1	31.276	38.257	20,7	51.939	121.449	13
Pi	Pv	26,1	32.092	18.072	3,6	4.056	9.705	70,2	402.695	480.845	6
In											
Año 1	Año 2	56,4	68.782	36.200	19,4	27.119	41.389	24,1	28.400	26.876	11

Actividad diaria

La distancia de desplazamiento diario promedio durante la etapa de Pi no fue diferente a la de la etapa de In ($t = 0,76$, $p = 0,46$), mientras que en la de Pv fue significativamente mayor ($t = 2,59$, $p = 0,02$) (Tabla 5). En ninguna de las etapas este parámetro fue diferente entre los sexos (In: $t = 0,16$, $p = 0,87$; Pi: $t = -0,53$, $p = 0,61$; Pv: $t = 0,51$, $p = 0,63$).

Tabla 5. Distancia de desplazamiento diario del skua pardo en cada etapa de su período reproductivo.

	$\bar{X}(m)$	DE	n
In	11.336	6.466	235
Pi	11.271	6.963	97
Pv	12.780	14.991	50

La distancia de desplazamiento diario promedio durante la etapa de In no fue diferente entre los individuos que perdieron la nidada en esta etapa (12.456 ± 5.483 m) y aquellos cuyos huevos eclosionaron (11.283 ± 4.159 m) ($Z = -0,95$, $p = 0,35$).

Distancia y ausencia del nido

La Figura 15 muestra una tendencia de aumento en el tiempo que el nido permaneció sin ninguno de los padres entre etapas sucesivas dentro de un radio de 150 m. Sin embargo, a más de 200 m casi no ocurrieron ausencias simultáneas. Además, durante la etapa de Pv, ambos padres permanecieron prácticamente todo el tiempo dentro de un radio de 300 m del nido.

Las hembras permanecieron más tiempo solas en el nido que los machos (Figura 15, Tabla 6) y en general, el tiempo que las hembras pasaron solas a las diferentes distancias del nido no mostró cambios significativos, mientras que en el caso de los machos disminuyó luego de la etapa de In (Figura 15, Tabla 7). El tiempo que ambos padres estuvieron presentes dentro de radios de 50 y 100 m, fue mayor en la etapa de Pi y menor en la de Pv, mientras que la diferencia entre etapas a distancias mayores del nido no fue significativa. Dentro del radio de 150 m se pudo detectar un aumento en el tiempo

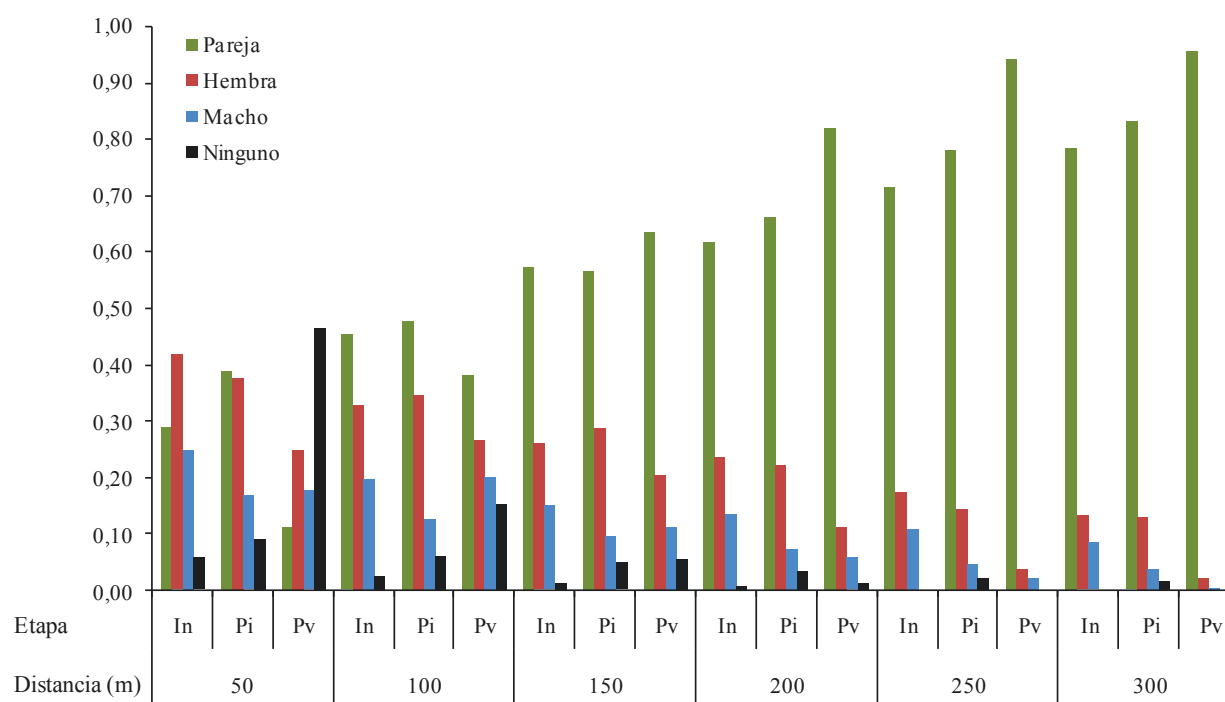


Figura 14. Proporción de tiempo que se encontraron los dos miembros de la pareja de skua pardo, sólo la hembra, sólo el macho y ninguno de los dos, dentro de áreas de diferente radio desde el nido.

que el nido permaneció solo a lo largo del período reproductivo, pero considerando distancias mayores, sólo se detectó el aumento luego de la etapa de incubación (Figura 15, Tabla 7).

Tabla 6. Resultados de la evaluación por medio de GLMM de la proporción de tiempo que machos y hembras permanecen solos dentro de áreas de diferente radio desde el nido (ver Figura 15).

Machos vs. Hembras		
Distancia (m)	<i>t</i>	<i>p</i>
50	-10,37	< 0,001
100	-9,17	< 0,001
150	-8,60	< 0,001
200	-7,15	< 0,001
250	-4,89	< 0,001
300	-4,61	< 0,001

Tabla 7. Resultados de la comparación entre etapas por medio de GLMM de la proporción de tiempo que en el nido se encontraron ambos adultos de skua pardo, ninguno de los dos, sólo la hembra y sólo el macho (ver Figura 15).

Distancia (m)	Ambos padres				Nido solo			
	Etapa				Etapa			
	In - Pi		Pi - Pv		In - Pi		Pi - Pv	
	<i>t</i>	<i>p</i>	<i>t</i>	<i>p</i>	<i>t</i>	<i>p</i>	<i>t</i>	<i>p</i>
50	6,37	< 0,001	-5,81	< 0,001	1,86	0,06	15,67	< 0,001
100	3,51	< 0,001	-2,07	0,04	2,96	< 0,01	7,17	< 0,001
150	1,81	0,07	-1,38	0,17	4,63	< 0,001	3,97	< 0,001
200	1,49	0,14	0,49	0,62	5,39	< 0,001	2,02	0,04
250	0,95	0,34	0,88	0,38	4,92	< 0,001	1,33	0,18
300	0,59	0,55	0,58	0,56	4,22	< 0,001	0,63	0,52
	Hembras solas				Machos solos			
	In - Pi		Pi - Pv		In - Pi		Pi - Pv	
	<i>t</i>	<i>p</i>	<i>t</i>	<i>p</i>	<i>t</i>	<i>p</i>	<i>t</i>	<i>p</i>
	<i>t</i>	<i>p</i>	<i>t</i>	<i>p</i>	<i>t</i>	<i>p</i>	<i>t</i>	<i>p</i>
50	-3,40	< 0,001	-1,87	0,06	-5,71	< 0,001	-3,35	< 0,001
100	-1,68	0,09	0,57	0,57	-6,05	< 0,001	-0,30	0,76
150	-0,57	0,57	1,67	0,10	-4,20	< 0,001	-0,19	0,85
200	-0,56	0,57	0,37	0,71	-3,36	< 0,001	-1,03	0,30
250	-0,20	0,84	0,09	0,93	-1,99	0,05	-1,05	0,29
300	0,28	0,78	0,19	0,85	-1,47	0,14	-1,24	0,22

El tiempo que el nido permaneció solo o que sólo uno de los dos sexos estuvo presente a las diferentes distancias del nido, no fue diferente entre los nidos en los que se perdió la nidada durante la etapa de In y aquellos en los que los pichones eclosionaron. El tiempo que ambos padres estuvieron presentes en el nido presentó diferencias significativas cuando este parámetro se evaluó a distancias de 100, 150 y 200 m, pero las diferencias indicarían que los nidos que perdieron la nidada durante la etapa de In serían aquellos que tuvieron mayor tiempo de presencia simultánea de ambos padres (100 m: $Z = -736$, $p < 0,001$; 150 m: $Z = -241$, $p < 0,001$; 200 m: $Z = -107$, $p < 0,001$; Figura 16).

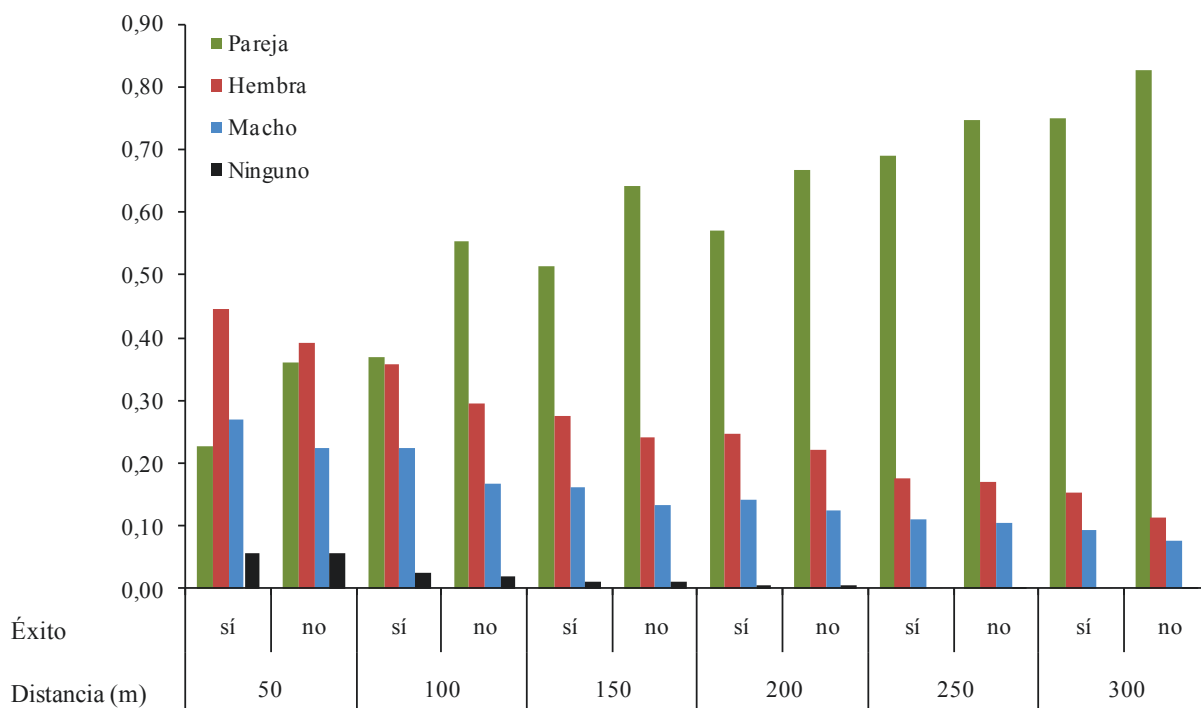


Figura 15. Proporción de tiempo que se encontraron los dos miembros de la pareja de skua pardo, sólo la hembra, sólo el macho y ninguno de los dos, dentro de áreas de diferente radio desde el nido, en nidos en los que se perdió la nidada durante la etapa de In (Éxito: no) y nidos en los que eclosionaron pichones (Éxito: sí).

Distancia al sitio de forrajeo y éxito reproductivo

La distancia entre el nido y el borde más cercano de la colonia de pingüinos más cercana incluida dentro del área de acción 95% no fue diferente en individuos que perdieron la nidada durante la etapa de In y aquellos cuyos pichones eclosionaron ($Z = -0,03$, $p = 0,98$).

Discusión

De acuerdo a lo esperado, considerando una mayor necesidad de protección de los pichones recién nacidos, y una mayor demanda de alimento a la edad de emplume, el área que los skuas pardos utilizan se modificó a lo largo del período reproductivo. Dicha variación de requerimientos se refleja en una reducción en el área utilizada una vez que nacen los pichones, y un posterior aumento cuando los padres se encuentran alimentando pichones en edad de emplume.

Además del tamaño total del área de acción, este patrón es indicado también por los cambios en las áreas relativas utilizadas entre las diferentes etapas. En este sentido se encontró una reducción en el porcentaje de contracción y un aumento del porcentaje de expansión a medida que transcurre el período reproductivo. Además, las áreas contracción de los territorios son mayores que las de expansión entre la etapa de In y Pi, y la proporción de cambio que mayor magnitud alcanza en la transición de la etapa de Pi a la de Pv es la correspondiente al área de expansión.

Otras especies de aves marinas como petreles, albatros y álcidos muestran también cambios en los sitios de alimentación y patrón de actividades a lo largo de su período reproductivo (Croll *et al.* 1991; Tveraa *et al.* 1998; Weimerskirch & Lys 2000; Bradley *et al.* 2004; Gladbach *et al.* 2007). En el caso del skua pardo, este tipo de patrones existen también en otras poblaciones (Pietz 1987; Phillips *et al.* 2004), coincidiendo en un mayor área de acción durante el cuidado de pichones de mayor edad (Bertoldi Carneiro *et al.* 2015). El mayor requerimiento de alimentación de los pichones en su edad de emplume, puede ser la causa del mayor nivel de actividad diario realizado por los padres durante la última etapa.

La etapa en la que los pichones son recién nacidos fue la que contó con la mayor proporción de presencia de ambos padres en simultáneo, pero también fue dejado sin

cuidados más tiempo que durante la incubación cuando se consideran distancias de hasta 150 m. Esto coincide con lo encontrado en otra población de la misma especie (Bertoldi Carneiro *et al.* 2014) y puede ser indicador del compromiso entre el cuidado del nido y la necesidad de obtener alimento para el pichón. El tiempo que el nido es dejado solo dentro de la mencionada distancia aumenta entre etapas sucesivas, como también lo hacen los requerimientos de alimento (Hahn & Bauer 2008), como fue previamente informado para esta especie (Pietz 1987; Catry & Furness 1999; Phillips *et al.* 2004).

La división de las tareas en las actividades reproductivas fue descripta tanto en skuas pardos como en otras especies de skuas. Esta división consiste en una mayor dedicación de los machos a la alimentación y de las hembras a la protección de la nidada (Burton 1968; Pietz 1986; Oswald *et al.* 2008). De acuerdo con esto, y en oposición a lo informado para una población cercana de skuas pardos (Bertoldi Carneiro *et al.* 2014), las hembras de skua pardo de Península Potter permanecieron más tiempo solas en el nido que los machos. Sin embargo, el área que utilizaron y el nivel de actividad desarrollado fue igual entre sexos. Esto sugiere que podría haber una diferencia en el comportamiento de cada sexo durante las actividades de forrajeo, que haga que las hembras alcancen el mismo nivel de actividad que los machos en menos tiempo y permanezcan en el nido más tiempo que ellos. Nuevos análisis de los datos con los que se cuenta podrían responder esta pregunta.

El patrón de presencia y ausencia de los adultos en el nido no estuvo relacionado con la pérdida de nidos. Sin embargo, en Península Potter hay una alta pérdida de nidos durante la etapa de incubación, presumiblemente debido a predación (Graña Grilli 2014). En el gran skua, el éxito reproductivo fue menor en parejas que dejaron sus nidos solos (Hamer *et al.* 1991). El análisis llevado a cabo en este trabajo se realizó en base a localizaciones aproximadamente simultáneas de cada miembro de las parejas. Sin embargo, el máximo de 5 min diferencia que se utilizó para considerar como concurrentes en el tiempo la localización de cada individuo pudo haber sido muy amplio e impedido capturar diferencias.

Menor distancia entre el nido y los sitios de alimentación favorecerían el éxito reproductivo (Ens *et al.* 1992), posiblemente debido a que se reducen los costos de vuelo y los padres pueden controlar permanentemente sus nidos y territorios de alimentación

(Hahn & Peter 2003). Sin embargo, en la población de skuas pardos de Península Potter, no se encontró una relación entre el éxito de las parejas y la distancia de su nido a los sitios de alimentación o el nivel de actividad que realizan.

Continuar analizando la manera en que los skuas pardos se mueven y su comportamiento durante el período reproductivo, y especialmente durante la etapa de incubación, puede permitir explicar el origen de la alta pérdida de nidos en la población de Península Potter.

CAPÍTULO IV

DIETA DE INDIVIDUOS REPRODUCTORES DE SKUA PARDO

Introducción

Análisis de isótopos estables para el estudio de la dieta

El carbono y el nitrógeno existen en la naturaleza en dos formas estables (^{12}C y ^{13}C , ^{14}N y ^{15}N) de las cuales la más liviana es la que predomina. La proporción entre las dos formas en una muestra se expresa como δ en unidades de partes por mil (‰):

$$\delta = ((R_{\text{muestra}}/R_{\text{estándar}}) - 1) * 1000$$

donde R_{muestra} y $R_{\text{estándar}}$ son las proporciones entre los isótopos pesado y liviano de la muestra y el patrón estándar respectivamente ($^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$; $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$). En el caso del C, el estándar es la PeeDee Belemnita, una formación fósil marina de roca de limo, y en el caso del N el estándar es el N atmosférico (Kelly 2000).

La utilidad de los análisis de isótopos estables de C y N para el estudio de dieta deriva de las diferencias en su distribución entre diferentes fuentes y en el mecanismo de incorporación a los tejidos de los consumidores (Kelly 2000). En el caso de los isótopos de C, en primer término se encuentran diferencias en las proporciones de isótopos de ^{12}C y ^{13}C fijada por los organismos fotosintéticos, determinadas por diferencias en las características de sus vías metabólicas (vías fotosintéticas C_3 y C_4) y de la fuente de C en el ambiente (incorporación de CO_2 o HCO_3^- , velocidad de difusión del CO_2 en el medio, etc.) (Kelly 2000).

El nivel de enriquecimiento en ^{13}C que ocurre entre los tejidos del consumidor y su alimento es muy bajo, del orden 1-6‰ según determinaciones experimentales en aves, y del 1-2‰ según trabajos de campo (Kelly 2000). Este nivel de enriquecimiento tan bajo entre el alimento y el consumidor le quita utilidad a los isótopos de C para determinar el nivel en la red trófica del alimento, pero le otorga el potencial de identificar la fuente de C en la base de la cadena (Hobson *et al.* 1994; Kelly 2000). Los patrones biogeográficos de distribución de las plantas C_3 , C_4 y organismos fotosintéticos marinos generan

gradientes en los valores de $\delta^{13}\text{C}$ en grandes escalas geográficas que se correlacionan inversamente con la latitud y se reflejan en los valores de $\delta^{13}\text{C}$ de los consumidores (Kelly 2000).

A diferencia de lo que ocurre con los isótopos de C, los isótopos de N no presentan un único proceso de incorporación en los organismos y el $\delta^{15}\text{N}$ de los productores varía ampliamente con el $\delta^{15}\text{N}$ del ambiente y las características propias de las especies (como la capacidad de fijación de N de algunas plantas). Por ello no es tan simple identificar el $\delta^{15}\text{N}$ en la base de la red trófica ni su origen regional (Kelly 2000). Sin embargo, los isótopos de N tienen la utilidad de permitir identificar niveles tróficos (Wolf *et al.* 2009).

El fraccionamiento de los isótopos de N ocurre tanto durante la absorción de nutrientes como durante la excreción generando un cambio en la marca isotópica entre la dieta y el consumidor. Dicho fraccionamiento se debe tanto a la asimilación selectiva de los diferentes componentes de la dieta como a la discriminación isotópica durante la excreción (Hobson & Clark 1992b). En mamíferos el $\delta^{15}\text{N}$ en las heces es mayor que el del alimento y a su vez es menor en los productos nitrogenados de excreción que en los tejidos, lo cual indica que el ^{14}N es removido preferencialmente tanto de la dieta como de los tejidos de los consumidores (Kelly 2000). Sin embargo, el nivel de fraccionamiento no es equivalente en ambos procesos, sino que es mayor en la formación de productos nitrogenados de desecho que en la absorción de N de la dieta, por lo que los tejidos de los consumidores se ven enriquecidos en $\delta^{15}\text{N}$ respecto de su dieta (Kelly 2000). En aves y mamíferos el nivel de enriquecimiento de un nivel trófico al siguiente es de 3-4‰, resultados que son particularmente claros en las redes tróficas marinas, en las que las especies que se alimentan de vertebrados tienen valores de $\delta^{15}\text{N}$ mayores que aquellas que lo hacen de invertebrados (Kelly 2000).

Entre las principales ventajas del análisis de isótopos estables en comparación con otras técnicas de estudio de dieta se cuentan que la información obtenida es indicadora de la dieta realmente asimilada y no del alimento ingerido, y a su vez, que provee información a más largo plazo (Hobson & Clark 1992). Los distintos tejidos tienen diferentes tasas de recambio de sus componentes relacionadas con su ritmo metabólico, y por lo tanto diferentes factores de fraccionamiento isotópico. Experimentalmente se determinó que la vida media del C es de 2,6 días en el hígado, 11,4 en sangre y 173,3 en

hueso (Hobson & Clark 1992a). En el caso de la porción celular de la sangre la vida media del C es de 29,8 días mientras que en el plasma es de 2,9 días (Hobson & Clark 1993). En base a esto, el período integrado de la dieta reflejado por el análisis isotópico de la porción celular de la sangre sería de alrededor de dos meses y en el caso del plasma de una semana. Por otro lado, el tiempo de vida media del N en sangre es el mismo que para el C (Bearhop *et al.* 2002). Por ello el análisis de isótopos estables de diferentes tejidos brinda información sobre la dieta durante diferentes períodos de asimilación (Hobson & Clark 1992a; Wolf *et al.* 2009).

Otra de las ventajas del estudio de la dieta por medio de isótopos estables es que permite realizar muestreos repetidos y poco invasivos en comparación con otras técnicas. Por ejemplo, se puede realizar el muestreo repetido de sangre de individuos conocidos, posibilitando el monitoreo de cambios en su dieta (Hobson & Clark 1992). En aves marinas, el análisis de la composición isotópica de la sangre permitió identificar sitios de alimentación, tanto latitudinalmente como en relación con la distancia a la costa, el ambiente de alimentación y la vinculación con niveles bentónicos de la red trófica (Hobson 1990; Hobson *et al.* 1994; Cherel *et al.* 2005; Cherel & Hobson 2007; Jaeger *et al.* 2010), así como inferir posiciones tróficas de las especies (Hobson *et al.* 1994).

Dieta y comportamiento alimenticio del skua pardo

El skua pardo nidifica en proximidades de colonias de pingüinos y otras aves en las cuales se alimenta (Burton 1968; Trivelpiece *et al.* 1980; Brooke 1985; Peter *et al.* 1990; Moncorps *et al.* 1998). Sin embargo, se caracteriza por ser un ave oportunista que aprovecha también todo tipo de carroña. En las colonias de pingüinos se alimenta de huevos que roba de los nidos y de pichones pequeños (Burton 1968; Pietz 1987). Además se alimentan de carcasas de animales muertos, restos de placentas y alimento regurgitado cuando otras especies alimentan a sus pichones, heces, e incorporan también una parte de recursos marinos como krill y peces (Burton 1968; Peter *et al.* 1990; Emslie *et al.* 1995; Reinhardt 2000; Malzof & Quintana 2008; Anderson *et al.* 2009; Graña

Grilli & Montalti 2012). El cleptoparasitismo es otra técnica de obtención de alimento frecuentemente utilizada por esta especie (Burton 1968).

Dentro de la población reproductiva se pueden reconocer parejas que mantienen territorios de alimentación y parejas que no lo poseen (Hahn & Peter 2003; Hahn & Bauer 2008). Dichos territorios son sectores de la colonia de pingüinos dentro del cual el acceso al alimento es monopolizado por una pareja que impide el acceso al mismo a cualquier otro individuo (Trivelpiece *et al.* 1980; Hahn & Bauer 2008). Los individuos que no poseen territorios de alimentación se alimentan en zonas de la colonia que no son defendidas por ninguna otra pareja, y por irrupciones oportunistas dentro del territorio de otra pareja (Hahn & Peter 2003; Hahn & Bauer 2008).

A medida que transcurre el período reproductivo de los skuas, se modifican las limitaciones a las que los padres se ven sometidos debido a los requerimientos de cuidados y alimentación de la nidada. Los requerimientos de cuidados de los huevos durante la incubación se ven incrementados una vez que los pichones nacen debido a sus necesidades de alimentación. Las necesidades de alimento de los pichones aumentan a medida que crecen, al mismo tiempo que se hacen menos vulnerables a las condiciones climáticas y a los ataques de otros skuas (Hahn *et al.* 2005; Hahn *et al.* 2007).

Por otro lado, a medida que avanza el período reproductivo de los pingüinos que constituyen su principal fuente de alimento en Península Potter (Reinhardt 1997b), la disponibilidad de diferentes tipos de recursos dentro de la colonia se va modificando. El comienzo del período reproductivo coincide con la incubación de los pingüinos, por lo cual hay una marcada abundancia de huevos, seguida por la paulatina aparición y luego predominancia de pichones jóvenes, los cuales van disminuyendo su disponibilidad a medida que entran en el período de guardería, en el que son más difíciles de capturar y matar por parte de los skuas (Burton 1968; Young 1994; Emslie *et al.* 1995; Hahn *et al.* 2005). Hacia el final del período reproductivo los skuas se sustentan principalmente de carcasas (Pietz *et al.* 1987) y recursos marinos. Esta modificación podría deberse a la necesidad de suplir los requerimientos energéticos con otro tipo de presas (Graña Grilli *et al.* 2014).

Por ello, debido a sus propias limitantes y a la variación temporal en la disponibilidad de recursos, y a que ambos factores pueden influir en las características

del alimento ingerido por los skuas, es posible que se pueda identificar un patrón temporal en las características de la dieta del skua pardo a lo largo de su período reproductivo.

Objetivos

Objetivo general

Estudiar la dieta del skua pardo a través de su período reproductivo.

Objetivos específicos

- Determinar las proporciones de isótopos estables de C y N de la sangre del skua pardo durante su período reproductivo.
- Establecer las características de la dieta del skua pardo a partir de sus proporciones de isótopos estables de C y N.
- Evaluar la existencia variaciones en la dieta del skua pardo a lo largo de su ciclo reproductivo.
- Evaluar los efectos de la dieta y la disponibilidad de alimento en las colonias de pingüinos sobre el éxito reproductivo de los skuas pardos.

Hipótesis y Predicciones

- Los pingüinos son el principal componente de la dieta del skua pardo durante su período reproductivo.

La marca isotópica de C y N de los skuas pardos indicará un consumo mayoritario de pingüinos en todas las etapas del período reproductivo.

- Durante el período reproductivo, el skua pardo se alimenta en áreas cercanas a su sitio reproductivo.

La marca isotópica de C reflejará el área de alimentación en Antártida en las tres etapas del período reproductivo.

- La dieta del skua pardo varía a lo largo de su período reproductivo de acuerdo con la disponibilidad de recursos alimenticios en las colonias de pingüinos y los requerimientos de alimento por parte de los pichones.

La marca isotópica de N reflejará mayormente el consumo de pingüinos por parte de los skuas pardos.

La marca isotópica del N mostrará una variación a lo largo del período reproductivo, indicando un aumento en la ingesta de recursos marinos.

- La cronología reproductiva de los pingüinos influye el éxito reproductivo de los skuas pardos.

Los skuas cuyo comienzo de reproducción sea más sincrónica con el comienzo de la reproducción de los pingüinos tendrán mayor éxito de eclosión.

Metodología

Isótopos estables de sangre de skuas

El estudio de la dieta del skua pardo se realizó por medio de la determinación de la proporción de isótopos estables de C y N en muestras de células rojas sanguíneas y de plasma. Los análisis realizados sobre células rojas reflejan la dieta en una ventana temporal de un mes (Hobson & Clark 1993), período aproximado transcurrido entre extracciones de sangre sucesivas a los mismos individuos. Los análisis de plasma tienen una amplitud temporal de una semana (Hobson & Clark 1993), lapso incluido dentro del período de seguimiento con GPS (ver Capítulo III).

Se determinaron los valores de $\delta^{15}\text{N}$ y $\delta^{13}\text{C}$ para 17 skuas pardos de la temporada 2012/13 y 4 de la temporada 2013/14 totalizando 28 muestras de células rojas y 20 muestras de plasma (Tabla 8). Todas las muestras fueron tomadas en la temporada 2013/14 excepto cuatro muestras de células rojas que fueron tomadas en la etapa de Pv durante la temporada 2012/13. En dicha temporada se tomaron muestras de sangre entera al finalizar la tercera etapa del período reproductivo debido a que su análisis permitiría caracterizar la dieta durante el período reproductivo. Sin embargo debido a que muy pocas parejas alcanzaron la última etapa de la reproducción, se obtuvieron muy pocas muestras. Por este motivo, en la temporada 2013/14 se tomó la muestra de sangre al final de cada una de las etapas de manera de representar la dieta de los individuos cualquiera fuera la etapa de la reproducción a la que llegaran, y se analizó por separado

Tabla 8. Cantidad de muestras de células rojas (temporadas 2012/13 y 2013/14) y plasma (temporada 2013/14) de skuas pardos analizadas en su composición de isótopos estables de C y N para cada etapa del período reproductivo.

	<i>n</i>	
	Células rojas	Plasma
In	17	12
Pi	4	6
Pv	5	2

plasma y células rojas para tener muestras que representaran diferentes ventanas temporales. La comparación de los resultados de los valores isotópicos de las células rojas en conjunto con los de sangre entera es válida debido a que las marcas isotópicas y la relación C/N de ambos tipos de muestras son muy cercanas (Cherel *et al.* 2005b).

Las muestras de células sanguíneas fueron llevadas a estufa donde se secaron a 58°C por un período de 54 h hasta que se verificó que las muestras hubieran llegado a peso constante. Las muestras de plasma fueron sometidas a un proceso de eliminación de lípidos previo a su análisis debido a que los lípidos tienen un contenido reducido en ^{13}C respecto de los tejidos y concentraciones variables de lípidos en diferentes muestras pueden dificultar las comparaciones (Hobson & Clark 1992a; Kelly 2000; Bearhop *et al.* 2002; Cherel *et al.* 2005). El mismo se llevó a cabo colocando 4 ml de ciclohexano a una muestra de 0,5 mg de plasma previamente secado en estufa hasta peso constante. La solución se homogeneizó en un baño de ultrasonido durante 5 min y luego se agitó durante 1 h, luego se centrifugó y descartó el sobrenadante y la muestra restante se secó en estufa a 50°C hasta alcanzar el peso constante.

Una vez secas, ambos tipos de muestras fueron llevadas a polvo en mortero y una submuestra de entre 0,2 y 0,5 mg se colocó en contenedores de estaño para la determinación de sus proporciones de isótopos estables de C y N por medio de un espectrómetro de masa de flujo continuo (Micromass Isoprime) adosado a un analizador elemental (Euro Vector EA 3024).

Marca isotópica de presas

Con el fin de contar con la marca isotópica de las fuentes de alimento se tomaron muestras de sangre de 10 pichones de pingüino Adelia (*Pygoscelis adeliae*) y 10 pichones de pingüino papúa (*P. papua*), la mitad de las muestras correspondieron a pichones en etapa de cuidados intensivos y la otra mitad a pichones en etapa de guardería. Estas muestras fueron centrifugadas para separar las células rojas del plasma y conservadas y la composición isotópica de las células rojas fue analizada de la misma manera que las muestras de células rojas de skuas.

Dieta, disponibilidad de alimento y éxito reproductivo

Para evaluar diferencias en la dieta que se puedan vincular con el éxito de eclosión de huevos, se compararon los valores de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ entre individuos que perdieron su nidada durante la etapa de In y aquellos cuyos huevos eclosionaron. Además, se analizó la fecha de comienzo de la reproducción de cada pareja de skua pardo y su éxito de eclosión de huevos en relación con la cronología reproductiva de los pingüinos Adelia y papua en cada una de las temporadas de estudio.

Análisis de datos y modelo de mezcla isotópica

Se evaluaron las diferencias en las marcas isotópicas entre las tres etapas del período reproductivo (In: incubación; Pi: cuidado temprano de pichón; Pv: pichón volantón) por medio de un análisis de GLMM. Para ello se utilizó la función lme ajustada por máxima verosimilitud, en la que se incorporó la identidad del individuo como factor aleatorio. A pesar de que se realizó la extracción de lípidos en las muestras de plasma antes del análisis, se comparó la relación C/N de las muestras, ya que un alto valor de esta relación podría indicar un alto contenido de lípidos, lo que podría alterar los valores de $\delta^{13}\text{C}$. Se compararon las marcas isotópicas entre los sexos dentro de cada etapa, para cada tipo de muestra, por medio de un análisis de *t*-Student. Por medio de la misma prueba se comparó, en cada tipo de muestra, el valor de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ durante la etapa de In entre los individuos cuyos huevos eclosionaron exitosamente y aquellos que perdieron la nidada durante esta etapa. El mismo análisis se utilizó también para

comparar los resultados obtenidos para las dos especies de pingüinos. Todos los análisis se realizaron utilizando el programa R (R Core Team 2014). Los resultados se consideraron significativos estadísticamente con valores de $p < 0,05$.

Se realizó un modelo Bayesiano de mezclas isotópicas para estimar la composición de la dieta de los skuas pardos durante el período reproductivo. Este modelo estima el aporte relativo de diferentes presas potenciales a la dieta, a la marca isotópica de los consumidores, considerando la marca isotópica de las presas y consumidores y los factores de discriminación isotópica (Parnell *et al.* 2013). Para este modelo se utilizaron los valores de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ de células rojas de los skuas pardos en las etapas de Pi y Pv. Las muestras correspondientes a la etapa de In no fueron incluidas debido a que el corto período transcurrido entre el arribo de los skuas al sector antártico y la recolección de estas muestra, podría determinar la presencia en su composición, de remanentes de la marca isotópica de los sitios de invernada.

Las fuentes de alimento consideradas para el análisis fueron pichones de pingüino Adelia y papúa, elefantes marinos (*Mirounga leonina*) adultos y crías, peces y krill (*Euphausia superba*). La elección de estos ítems presa se realizó en base a observaciones de skuas alimentándose de ellas o a restos de las mismas encontrados en egagrópilas o en los alrededores de los nidos (*obs. pers.*). Otras especies de aves encontradas en el área no fueron consideradas debido a su baja abundancia, éxito reproductivo o que las áreas en las que se movieron los skuas pardos durante el desarrollo del estudio no incluyó sus zonas de nidificación (*obs. pers.*). Se utilizaron valores publicados de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ de krill (Kokubun *et al.* 2015), de elefantes marinos adultos (Hückstädt *et al.* 2012) y se calculó el valor para las crías de elefantes marinos a partir de la diferencia en la marca isotópica entre crías y madres (Ducatez *et al.* 2008). La marca isotópica de peces utilizada fue la de *Electrona antarctica* (Cherel *et al.* 2011), que es la especie más frecuentemente encontrada en la dieta de skuas pardos en la zona (Graña Grilli & Montalti 2012). Se utilizó el factor de enriquecimiento calculado para el gran skua (*Stercorarius skua*) en base a una dieta piscívora ($\Delta^{13}\text{C}$: $1,1 \pm 0,2$; $\Delta^{15}\text{N}$: $2,8 \pm 0,2$) para las presas marinas y en base a una dieta de carne ($\Delta^{13}\text{C}$: $2,3 \pm 0,2$; $\Delta^{15}\text{N}$: $4,2 \pm 0,2$) para pingüinos y elefantes marinos (Bearhop *et al.* 2002). El modelo realizó 5000 interacciones y se eliminaron los resultados de las primeras 5000.

Resultados

Isótopos estables de sangre de skuas

La relación C/N no mostró diferencias entre los períodos ni en células rojas (In - Pi: $t = -0,17$, $p = 0,86$; Pi - Pv: $t = -1,69$, $p = 0,12$) ni en plasma (In - Pi: $t = 0,60$, $p = 0,57$; Pi - Pv: $t = 0,90$, $p = 0,41$) (Tabla 9). El análisis de isótopos estables mostró una disminución progresiva entre las etapas en el valor de $\delta^{13}\text{C}$ en células rojas, aunque el mismo patrón no se mantuvo hacia la última etapa en el valor encontrado en plasma (Figura 17). En ambos tipos de muestras, el valor de $\delta^{15}\text{N}$ mostró una disminución significativa entre períodos (Tabla 9).

Tabla 9. Relación C/N y marca de isótopos estables de células sanguíneas de adultos reproductores de skua pardo en cada una de las tres etapas en las que se dividió su período reproductivo, y comparación entre etapas consecutivas. (In: incubación, Pi: cuidados tempranos de pichón, Pv: pichón volantón).

	C/N	$\delta^{13}\text{C}$	t	p	$\delta^{15}\text{N}$	t	p
Células rojas							
In	$3,24 \pm 0,03$	$-23,2 \pm 0,6$	$-6,70$	$<0,001$	$11,7 \pm 0,7$	$-3,33$	$<0,01$
Pi	$3,23 \pm 0,04$	$-24,8 \pm 0,3$			$10,9 \pm 0,3$		
Pv	$3,22 \pm 0,01$	$-25,1 \pm 0,1$	$-9,27$	$<0,001$	$9,9 \pm 0,3$	$-7,96$	$<0,001$
Plasma							
In	$3,51 \pm 0,09$	$-24,3 \pm 0,5$	$-5,50$	$<0,001$	$11,5 \pm 0,4$	$-3,47$	$0,02$
Pi	$3,53 \pm 0,07$	$-25,5 \pm 0,3$			$11,1 \pm 0,3$		
Pv	$3,56 \pm 0,02$	$-24,6 \pm 0,7$	$-1,00$	$0,36$	$9,8 \pm 0,3$	$-10,34$	$<0,001$

En todas las etapas ambos sexos presentaron valores similares de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ tanto en células rojas (In: $\delta^{13}\text{C}$: $t = -0,82$, $p = 0,42$; $\delta^{15}\text{N}$: $t = -2,19$, $p = 0,05$; Pi: $\delta^{13}\text{C}$: $t = 0,35$, $p = 0,75$; $\delta^{15}\text{N}$: $t = -0,68$, $p = 0,54$; Pii: $\delta^{13}\text{C}$: $t = -0,32$, $p = 0,76$; $\delta^{15}\text{N}$: $t = -1,56$, $p = 0,61$) como en plasma (In: $\delta^{13}\text{C}$: $t = 0,52$, $p = 0,62$; $\delta^{15}\text{N}$: $t = -0,51$, $p = 0,62$; Pi: $\delta^{13}\text{C}$: $t = 0$, $p = 1$; $\delta^{15}\text{N}$: $t = -0,59$, $p = 0,59$).

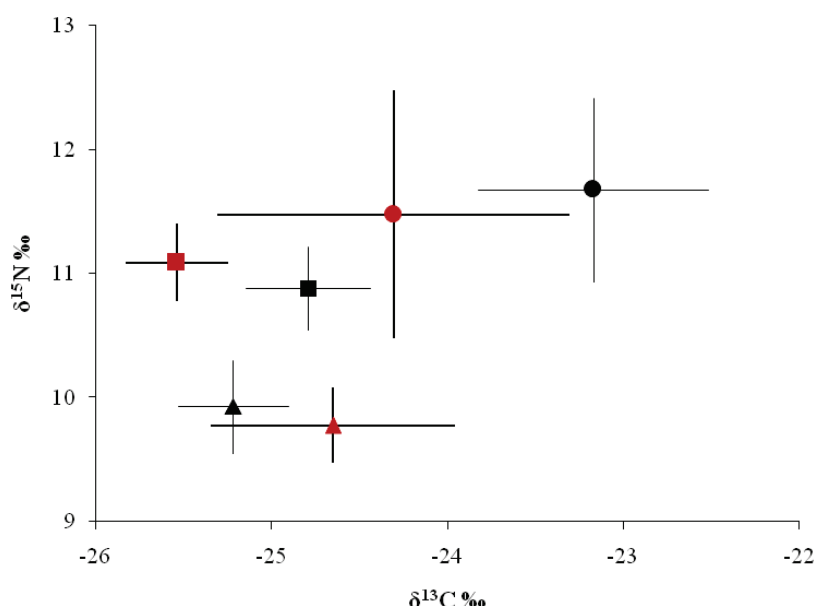


Figura 16. $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ de células rojas (negro) y plasma (rojo) de skuas pardos en las etapas de In (\circ), Pi (\square) y Pv (Δ). Se indican los valores de la media \pm DE.

Marca isotópica de presas

La sangre de los pichones de las dos especies de pingüinos presentó valores menores a los de los skuas tanto de $\delta^{13}\text{C}$ (papúa: $-27,4 \pm 0,2$, Adelia: $-27,7 \pm 0,4$) como de $\delta^{15}\text{N}$ (papúa: $7,5 \pm 0,2$; Adelia: $7,4 \pm 0,1$). Las dos especies tuvieron valores similares de $\delta^{13}\text{C}$ ($t = -1,71$, $gl = 15$, $p = 0,11$) pero presentaron diferencias significativas en sus valores de $\delta^{15}\text{N}$ ($t = -2,22$, $gl = 18$, $p = 0,04$).

Dieta, disponibilidad de alimento y éxito reproductivo

La Figura 18 muestra que en la temporada 2013/14 la reproducción de los pingüinos comenzó más temprano que en la temporada 2012/13, mientras que en ambas temporadas la reproducción de los skuas comenzó aproximadamente en la misma fecha. Las parejas exitosas durante la temporada 2012/13 fueron aquellas que comenzaron su reproducción durante el período de postura de los pingüinos mientras que las que lo hicieron más tarde perdieron su nidada durante la etapa de In. En la temporada 2013/14,

las parejas que perdieron la nidada durante la etapa de In, comenzaron su reproducción en fechas distribuidas a lo largo de toda la temporada reproductiva de los skuas pardos.

Los individuos que perdieron la nidada durante la etapa de In y aquellos cuyos huevos eclosionaron exitosamente no mostraron diferencias en $\delta^{13}\text{C}$ ni en $\delta^{15}\text{N}$ en células rojas ($\delta^{13}\text{C}$: $t = 0,93$, $p = 0,34$; $\delta^{15}\text{N}$: $t = 0,19$, $p = 0,85$) ni en plasma ($\delta^{13}\text{C}$: $t = -1,48$, $p = 0,17$; $\delta^{15}\text{N}$: $t = 0,48$, $p = 0,64$).



Figura 17. Fechas de postura de las diferentes parejas de skua pardo en las temporadas 2012/13 y 2013/14. Se indican los nidos en los que la nidada se perdió durante la etapa de In (rojo) y los que tuvieron eclosión exitosa de huevos (azul), el período en el que ocurrió el pico de postura de los pingüinos Adelia y papua (verde claro) y la fecha de su pico de eclosión (verde oscuro) (Juárez, Santos, *datos no publicados*).

Modelo de mezcla isotópica

El modelo bayesiano de mezcla isotópica indicó un consumo mayoritario de pichones de pingüinos y krill por parte de los skuas pardos, con un cambio en el nivel de predominancia en la dieta de estos dos ítems entre los periodos Pi y Pv (Tabla 10, Figura 19).

Tabla 10. Composición de la dieta del skua pardo durante las etapas de Pi y Pv de su período reproductivo en Península Potter según el modelo Bayesiano de mezclas isotópicas.

	Dieta del skua pardo (%)			
	Pi		Pv	
	\bar{X}	DE	\bar{X}	DE
Pichones pingüinos (<i>P. adeliae</i> y <i>P. papua</i>)	40,99	11,23	38,11	9,65
Krill (<i>E. superba</i>)	28,42	5,16	42,35	4,64
Pez (<i>E. antarctica</i>)	16,72	11,20	10,35	7,95
Elefante marino (<i>M. leonina</i>) adulto	6,78	5,09	4,61	3,62
Elefante marino (<i>M. leonina</i>) cría	7,10	5,28	4,59	3,51

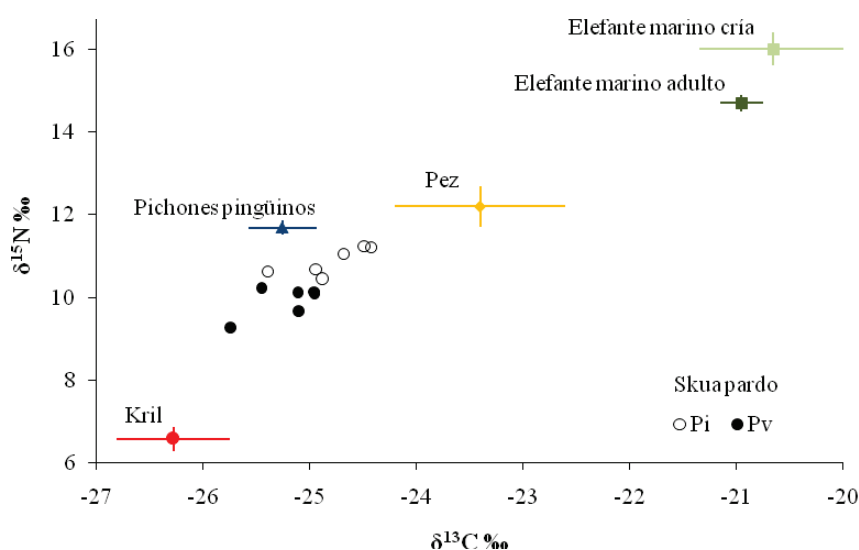


Figura 18. Marca isotópica ($\delta^{13}C$ y $\delta^{15}N$) de individuos de skua pardo durante las etapas de Pi y Pv de su período reproductivo y de cinco presas: pichones de pingüino Adeliae (*P. adeliae*) y papua (*P. papua*), adultos y crías de elefantes marinos (*M. leonina*, Ducatez *et al.* 2008, Hückstädt *et al.* 2012), krill (*E. superba*, Kokubu *et al.* 2015) y pez (*E. antarctica*, Cherel *et al.* 2011). Las marcas isotópicas de las presas se presentan por su media \pm DE corregidas por el factor de enriquecimiento isotópico (Bearhop *et al.* 2002).

Discusión

La similitud en la marca isotópica de ambos sexos concuerda con lo informado para los skuas pardos de Islas Georgias (Anderson *et al.* 2009), y permite inferir la falta de diferencias en las preferencias alimentarias y de forrajeo entre los sexos.

La marca isotópica del plasma y de las etapas de Pi y Pv de células rojas reflejan la localización de los sitios de forrajeo en el sector antártico a lo largo de todo el período reproductivo (Quillfeldt *et al.* 2005; Jaeger *et al.* 2010). Esto lo muestran también las localizaciones obtenidas en este trabajo que muestran que los skuas se desplazan a poca distancia del sitio de nidificación (Figuras 13 y 14, Capítulo III). El mayor valor de $\delta^{13}\text{C}$ en células rojas durante la etapa de In puede deberse a la presencia de un remanente de la marca isotópica correspondiente a la dieta mantenida durante el período no reproductivo en latitudes más al norte (Furness 1997).

La tasa de recambio isotópico de los tejidos corresponde al tiempo de vida medio de los isótopos en ellos (Kelly 2000). Por lo tanto, un cambio de dieta implica un cambio en la marca isotópica de los tejidos que ocurre de manera gradual. Una tasa de recambio isotópico de un mes para las células rojas implica que este tipo de muestras conserva remanentes de la dieta anterior durante más de tres meses, y las muestras de plasma, con una tasa de recambio isotópico de una semana, recién luego de un mes habrían reemplazado más del 90% de su composición isotópica.

El modelo de mezclas isotópicas mostró una incidencia de recursos marinos en la dieta del skua pardo mayor a la esperada. Por los motivos expuestos anteriormente, esta alta incidencia de recursos marinos podría deberse a la presencia en las células rojas de remanentes de la marca isotópica de la dieta mantenida durante el período no reproductivo, cuando mantienen un tipo de vida pelágico (Furness 1997). Sin embargo, en lugar de observarse una dilución de dicha marca entre etapas consecutivas, el modelo indica un aumento de la incidencia de los recursos marinos en la dieta, llegando incluso a superar la de los pingüinos. El resultado del modelo es apoyado por observaciones ocasionales de skuas pardos alimentándose de krill, el hallazgo de restos de peces en egagrópilas (*obs. pers.*) y localizaciones de GPS en el mar (Figuras 13 y 14, Capítulo III) en las tres etapas del período reproductivo.

La marca isotópica de células rojas es 4,5 ‰ y 2,5 ‰ mayor a la de los pingüinos en las etapas de In y Pv, respectivamente. Dado que se espera que el nivel de enriquecimiento entre niveles tróficos en aves sea 3-4‰ (Kelly 2000), se puede sugerir que el alto valor durante la etapa de In se deba a la presencia de remanentes de la dieta del período no reproductivo, y el bajo valor durante la etapa de Pv se deba a la incorporación de recursos marinos.

Durante el período no reproductivo los skuas pardos se alimentan de recursos marinos (Furness 1997). Una reducción en la proporción de ^{15}N de la materia orgánica particulada en el frente subtropical, que se continúa de manera gradual y menos intensa en los océanos del sur, determina un cambio latitudinal de $\delta^{15}\text{N}$ (Jaeger *et al.* 2010), lo cual se ve reflejado en valores más altos de $\delta^{15}\text{N}$ en la base de la red trófica en latitudes más al norte (Quillfeldt *et al.* 2005; Raya Rey *et al.* 2012). En este sentido, el valor de $\delta^{15}\text{N}$ en la etapa de In es similar al de la población de skua pardo de Islas Georgias (~11,5; Anderson *et al.* 2009). Esto sugiere que el valor de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ durante la etapa de In tendrían una importante incidencia de la dieta mantenida durante el período no reproductivo.

Además de la dilución de la marca isotópica del período no reproductivo, la variación en la composición isotópica de los skuas a lo largo del período reproductivo, puede deberse también a un aumento en la incorporación de recursos marinos a la dieta, como lo indica el modelo de mezclas isotópicas. Entre las etapas Pi y Pv, $\delta^{13}\text{C}$ muestra poca variación, mientras que $\delta^{15}\text{N}$ se reduce, lo que sugiere un aumento en el consumo de presas de niveles tróficos menores, manteniendo el área de alimentación.

Las variaciones en los requerimientos a lo largo del período reproductivo se vinculan con cambios en las características de la dieta en aves marinas (Weimerskirch & Lys 2000; Quillfeldt 2002) y particularmente en skuas pardos (Phillips *et al.* 2004; Hahn *et al.* 2005). En este sentido, el aumento en la incorporación de recursos marinos propuesto en este trabajo se puede deber a la necesidad de suplementación de la dieta hacia el final de la temporada, cuando los pingüinos son menos disponibles y accesibles, y los requerimientos de los pichones de skuas son mayores (Graña Grilli *et al.* 2014).

En los skuas pardos de Islas Georgias, mayores valores de $\delta^{13}\text{C}$ en células sanguíneas estuvieron correlacionados con una fecha de eclosión de pichones más

temprana, y esa marca isotópica mayor se vinculó con la obtención de alimento de mejor calidad (Anderson *et al.* 2009). En este trabajo no se identificaron diferencias en las características de la dieta entre individuos exitosos e individuos que perdieron la nidada durante la incubación. Sin embargo, el análisis de las fechas de postura de las parejas de skuas pardos, su éxito de eclosión y la cronología reproductiva de los pingüinos, sugiere una dependencia de los skuas sobre este recurso.

En la temporada en la que el comienzo de la reproducción de los pingüinos estuvo retrasada y más cercana a la fecha de comienzo de la reproducción de los skuas (2012/13), las parejas exitosas fueron aquellas que comenzaron la postura durante el período de postura de los pingüinos. En cambio, las parejas de skuas que comenzaron la postura luego de este período perdieron la nidada durante la etapa de In. En contraste, cuando la reproducción de los pingüinos comenzó antes que la de los skuas (2013/14), la fecha de postura de las parejas que perdieron la nidada durante la etapa de In fue más aleatoria, distribuyéndose a lo largo de toda la temporada.

Esta relación entre la cronología reproductiva de skuas pardos y pingüinos y el éxito reproductivo de los skuas, indicaría que a pesar de la alta incidencia de los recursos marinos en la dieta de los skuas, los pingüinos son un ítem importante en su dieta, especialmente durante las etapas iniciales de su período reproductivo. En consecuencia, la disponibilidad de pingüinos tendría un efecto determinante en el éxito reproductivo de los skuas pardos de Península Potter.

CAPÍTULO V

ESTADO CORPORAL, NUTRICIONAL E INMUNOLÓGICO EN INDIVIDUOS REPRODUCTORES DE SKUA PARDO

Introducción

El estado corporal en la historia de vida de las aves

El estado corporal de las aves es el resultado de la interacción dinámica entre la condición fisiológica, de salud, los requerimientos energéticos, la cantidad de alimento ingerido y la composición de la dieta (Murphy 1996). El período reproductivo es una etapa del ciclo de vida que genera un alto nivel de estrés y gasto energético. El costo fisiológico de la producción de huevos y de los requerimientos de alimentación y cuidados por parte de la nidada (Kalmbach *et al.* 2004; Harding *et al.* 2011; Mitchell *et al.* 2012) y los peligros a los que se exponen los padres durante el desarrollo de esas actividades (Suhonen *et al.* 2004; Lima 2009), son algunas de las causas de ese elevado gasto energético (Williams 1966).

Los movimientos migratorios constituyen también actividades de alto costo energético que inducen el consumo de las reservas corporales. Dicho costo requiere un período de recuperación tanto al finalizar la migración, como en las paradas intermedias (Guglielmo *et al.* 2005; Lyons *et al.* 2008; Seewagen *et al.* 2011). Además, en estas especies la recuperación luego de la migración pre-reproductiva, se superpone con el comienzo del período reproductivo, de alta demanda energética. El éxito reproductivo es influido por el estado corporal de los padres antes y durante el período reproductivo, por lo que las especies migratorias pueden presentar un desempeño y éxito reproductivo más pobres respecto de las residentes (Drent & Daan 1980; Boersma & Ryder 1983; Gustafsson *et al.* 1994; Selman & Houston 1996; Machado-Filho *et al.* 2010).

Las actividades reproductivas limitan la capacidad de los padres de alimentarse a sí mismos (Weimerkirch 1990). Estas actividades implican un esfuerzo creciente a medida que los requerimientos energéticos de los pichones aumentan con su desarrollo (Drent & Daan 1980; Weimerkirch *et al.* 2000). Este aumento en el esfuerzo tiene efectos

negativos sobre el estado corporal de los padres, que se intensifican a medida que transcurre el período reproductivo, y con el tamaño de la nidada (Drent & Daan 1980; Weimerskirch 1990; Kalmbach *et al.* 2004; Mitchell *et al.* 2012), pudiendo llegar a afectar su supervivencia futura (Harding *et al.* 2011). Del mismo modo, se puede encontrar un efecto recíproco del estado corporal sobre las actividades reproductivas, ya que el estado corporal de los individuos puede afectar tanto su patrón de búsqueda de alimento (Weimerskirch *et al.* 1997; Weimerskirch *et al.* 2000), como directamente su éxito reproductivo (Drent & Daan 1980; Boersma & Ryder 1983), con ejemplos de especies, especialmente aquellas de ciclo de vida largo, que abandonan los cuidados de su nidada cuando su estado corporal cae por debajo de un límite en el que se compromete la supervivencia y reproducción futura (Navarro *et al.* 2008).

Caracterización del estado corporal

El estado corporal se puede evaluar a partir de diferentes aspectos. Los más estudiados son características morfológicas como el tamaño de los depósitos de grasa y de la musculatura (Carrascal *et al.* 1998; Rae *et al.* 2009), la condición nutricional mediante la determinación de parámetros hematológicos y bioquímicos sanguíneos (Masello & Quillfeldt 2004; Smith *et al.* 2007; Minias 2014), y el estado inmunológico mediante la evaluación de las características del sistema inmune y su respuesta frente a agresiones externas (Norris & Evans 2000; Machado-Filho *et al.* 2010).

Diversos factores ambientales (baja ingesta de alimento, baja calidad del territorio, infecciones o contaminación, etc.) y propios de los diferentes eventos en el ciclo de vida de las aves, generan estrés y estimulan la liberación de hormonas glucocorticoides a la sangre (Harvey *et al.* 1984, Ouyang *et al.* 2011). El incremento en los niveles de dichas hormonas tiene un efecto negativo sobre el estado corporal e inmunológico (Marra & Holberton 1998; Cirule *et al.* 2012) incrementando los efectos perjudiciales de los factores ambientales sobre el desempeño reproductivo de las aves.

Los depósitos de grasa y los músculos constituyen reservas de energía que pueden ser utilizadas frente a un aporte energético insuficiente de la dieta. Las reservas en forma de proteínas no son tan fácilmente movilizables como las reservas de grasas, por lo que

se las considera indicadoras del estado corporal a largo plazo, mientras que los depósitos de grasa son de más rápida formación y utilización frente a necesidades inmediatas (Carrascal *et al.* 1998). El aumento de la concentración de glucocorticoides (como la corticosterona) en sangre puede conducir a la pérdida de masa corporal, que se refleja tanto en la masa muscular como en el tamaño de los depósitos de grasa (Cirule *et al.* 2012). En general, el tamaño de los depósitos de grasa es una característica positiva que se relaciona con arribos más tempranos a los sitios luego de las migraciones y con el estatus de dominancia de los individuos (Carrascal *et al.* 1998; Hatch *et al.* 2010).

Los niveles de los parámetros sanguíneos indican condiciones energéticas inmediatas, ya que reflejan procesos fisiológicos en transcurso. Diferentes parámetros permiten identificar si el individuo se encuentra acumulando reservas en depósitos musculares o adiposos, o si está catabolizando dichas reservas. Dichos parámetros pueden variar debido a cambios en la dieta (Zajac *et al.* 2006) o a eventos estresantes como la reproducción (Antonio García *et al.* 2010) y la migración (Smith *et al.* 2007; D'Amico *et al.* 2010; Hatch *et al.* 2010).

Los productos del catabolismo de las proteínas como el ácido úrico y la urea pueden provenir tanto del consumo de las reservas internas como del metabolismo de las proteínas del alimento (Cherel & Le Maho 1985; Alonso-Álvarez *et al.* 2002). Por otro lado, el nivel de proteínas totales en plasma está positivamente correlacionado con la condición nutricional (Gustafsson *et al.* 1994), por lo tanto, la consideración conjunta de estos dos parámetros puede permitir determinar si el individuo se encuentra o no consumiendo sus reservas energéticas proteicas.

Las reservas adiposas se acumulan bajo la forma de triglicéridos (Guglielmo *et al.* 2005). La degradación de los triglicéridos en el intestino produce ácidos grasos no esterificados (NEFA, según su sigla en inglés) y monoacilglicerol, que se absorben a través de la pared intestinal y en el torrente sanguíneo se resintetizan triglicéridos a partir de ellos, que son transportados al hígado y otros tejidos. En el sentido opuesto, los triglicéridos contenidos en los adipocitos son hidrolizados generando NEFA que se liberan al torrente sanguíneo y son transportados a los músculos en caso de que la demanda energética exceda la disponible en los triglicéridos intramusculares (Price 2010). Por lo tanto, el nivel de triglicéridos en plasma es indicador de la formación de

depósitos de grasas, y el de NEFA de su utilización (Guglielmo *et al.* 2005; Price 2010). El nivel de triglicéridos en plasma se ha correlacionado positivamente con la inversión reproductiva realizada por los individuos (Masello & Quillfeldt 2004).

Las modificaciones en los valores de colesterol plasmático y sus lipoproteínas asociadas reflejan los cambios en la masa corporal (Alonso-Álvarez *et al.* 2002). El colesterol se encuentra generalmente esterificado con ácidos grasos, por lo que es un indicador indirecto del contenido de ácidos grasos, y las lipoproteínas participan en el transporte de lípidos (Campbell & Farrell 2004). Las lipoproteínas de muy baja densidad (VLDL) son paquetes de triglicéridos, en su mayoría provenientes directamente de la dieta, que los transportan a través del torrente sanguíneo y se hidrolizan al alcanzar los tejidos para que los ácidos grasos sean incorporados a las células (Price 2010). El LDL colesterol también participa en el transporte de ácidos grasos a las células, mientras que la función del HDL colesterol es el transporte del exceso de triglicéridos al hígado para su degradación a ácidos biliares (Campbell & Farrell 2004). Por lo tanto, los niveles de estos metabolitos pueden ser utilizados como indicadores de las condiciones del consumo y acumulación de lípidos.

Además de los metabolitos que indican la formación o catabolismo de reservas, otros parámetros son indicadores de las condiciones nutricionales y energéticas de las aves. La glucosa es un indicador directo del estado nutricional, ya que su concentración en plasma disminuye frente a la falta de alimentación (Cherel & Le Maho 1985; Gustafsson *et al.* 1994). Por otro lado, los niveles de enzimas implicadas en la actividad muscular son indicadores indirectos del gasto energético de los individuos, ya que reflejan el nivel de ejercicio realizado (Harr 2002; Antonio García *et al.* 2010; Zajac *et al.* 2011). Las enzimas aspartato aminotransferasa (GOT) y alanina aminotransferasa (GPT) son indicadoras de estrés oxidativo (Alonso-Alvarez *et al.* 2007). Niveles elevados de estas enzimas son considerados indicadores de daño celular, aunque es controversial el órgano en el que se puede haber producido el daño (Lumeij & Westerhof 1987). Sin embargo, debido a que en términos generales se relacionan con el incremento de la producción de especies reactivas de oxígeno se han vinculado con un alto nivel de actividad muscular (Antonio García *et al.* 2010).

El sistema inmunológico y la inducción de la respuesta inmune es energéticamente costoso. Su activación va en detrimento de las reservas energéticas (Moreno-Rueda 2011) y es afectado negativamente por la insuficiencia alimentaria, así como por la actividad reproductiva (Norris & Evans 2000). Las formas en que se puede establecer el estado del sistema inmune de las aves incluyen la medida de la respuesta frente a algún estímulo, y la determinación del perfil leucocitario, que puede indicar condiciones de inmunosupresión o excitación (Norris & Evans 2000; D'Amico *et al.* 2010; Cirule *et al.* 2012; Nebel *et al.* 2012). El perfil leucocitario permite establecer la relación heterófilos:linfocitos, la cual brinda información confiable acerca del estado de salud de las aves (Cirule *et al.* 2012).

Los heterófilos son los principales leucocitos fagocíticos, mientras que los linfocitos presentan diversas funciones, siendo la más relevante la regulación de la respuesta inmune. Los glucocorticoides provocan la liberación de heterófilos desde la médula ósea al torrente sanguíneo e impiden su egreso desde el mismo, al tiempo que inducen la adhesión de los linfocitos a las paredes de los vasos sanguíneos y su posterior paso a otros tejidos (Cirule *et al.* 2012). Es debido a esto, que frente a situaciones de estrés la relación heterófilos:linfocitos se ve incrementada, como ocurre por ejemplo durante los eventos reproductivos (Antonio García *et al.* 2010) y frente a condiciones de baja disponibilidad de alimento (Machado-Filho *et al.* 2010).

El análisis de parámetros bioquímicos a partir de una sola muestra de plasma puede permitir tener un panorama de las condiciones alimenticias de los animales y de su impacto en su estado general y de los niveles de exigencia a los que se ven sometidos (Kalmbach *et al.* 2004; Price *et al.* 2013). De la misma, manera la determinación de las condiciones inmunológicas con una muestra de sangre, otorga mucha información acerca de la vulnerabilidad de los individuos y su estado de exposición a factores estresantes (Machado-Filho *et al.* 2010). Por ello, a partir de una muestra de sangre se puede obtener una gran cantidad de información sobre el estado de un ave con un efecto limitado sobre ella.

El skua pardo comienza su actividad reproductiva poco después de llegar al sitio de estudio, luego de una migración cuya distancia y patrón se desconocen pero que

independientemente de cuáles sean esas características, implica un gasto energético que probablemente determine un estado corporal deficiente al arribo al sitio. A lo largo del período reproductivo estas aves deben recomponer su estado corporal para volver a realizar una nueva migración al final del verano y producir descendencia exitosa. Consecuentemente, es probable que estos eventos de desgaste y recuperación energética se reflejen en parámetros morfológicos, bioquímicos e inmunológicos del skua pardo.

Objetivos

Objetivo general

Evaluar el estado corporal del skua pardo, la existencia de variaciones a lo largo de su período reproductivo y cómo se vincula con los movimientos que realiza y su éxito reproductivo.

Objetivos específicos

- Determinar el estado corporal y nutricional del skua pardo en diferentes momentos de su período reproductivo por medio de medidas corporales y parámetros bioquímicos sanguíneos e inmunológicos.
- Evaluar la relación entre el estado corporal, nutricional e inmunológico de los skuas pardos y su nivel de actividad y éxito reproductivo.

Hipótesis y Predicciones

- El estado corporal del skua pardo mejora a medida que transcurre el período reproductivo.

A lo largo del período reproductivo, los skuas pardos aumentarán su masa corporal, su estado nutricional indicado por parámetros sanguíneos y su relación heterófilos:linfocitos.

- El estado corporal de los skuas pardos está relacionado con su nivel de actividad y éxito reproductivo.

Los individuos que tengan menor distancia de desplazamiento diario promedio tendrán mayor índice de estado corporal, parámetros sanguíneos indicando mejores condiciones nutricionales y una mayor relación heterófilos:linfocitos.

Los individuos que tengan mayor éxito reproductivo serán aquellos que tengan mayor índice de estado corporal, mejores condiciones nutricionales de acuerdo con sus parámetros sanguíneos y una mayor relación heterófilos:linfocitos.

Metodología

Índice de estado corporal

Para que la masa corporal sea indicadora de las reservas en forma de grasa y músculos las aves deben ser similares en tamaño estructural (Labocha & Hayes 2012). La utilización de una medida del tamaño estructural permite considerar las variaciones en masa de manera independiente al tamaño. Para ello se pueden aplicar medidas estructurales, o combinaciones de ellas de manera directa o transformada o aplicadas en un análisis de componentes principales, que correlacionadas con la masa corporal permiten tener un índice del estado corporal que considera la masa en relación con el tamaño estructural del individuo (Labocha & Hayes 2012).

En la primera captura de cada ave se registró la medida de la cuerda del ala, utilizando una regla graduada (precisión 1 mm), y del largo del tarso, culmen, alto del pico en la base y a la altura del gonis y ancho del pico, utilizando un calibre electrónico (precisión 0,01 mm). Además, en cada captura en la que se colocó o recuperó un GPS se registró la masa corporal de las aves utilizando una balanza de resorte (precisión 20 g).

Las medidas morfológicas se correlacionaron con la masa corporal. Esto se realizó para machos y hembras por separado debido al dimorfismo sexual reverso que presenta la especie (Furness 1987; Phillips et al. 2002). La masa corporal utilizada para calcular este índice en cada etapa fue la registrada en cada una de las capturas en las que se recuperó un dispositivo GPS y se tomó una muestra de sangre.

De todas las medidas registradas las que mejor se correlacionaron con la masa corporal fueron el alto del pico en la base para los machos ($r^2 = 0,47$, $F = 18,7$, $p < 0,01$) y el alto del pico a la altura del gonis para las hembras ($r^2 = 0,40$, $F = 17,0$, $p < 0,01$).

Para cada sexo se obtuvieron los residuos de la masa corporal a la regresión lineal obtenida de cada una de las correlaciones (Machos: Masa corporal = $83,94 \times$ altura del pico en la base - $217,81$; Hembras: Masa corporal = $118,24 \times$ altura del pico en el gonis - $637,71$) (Figura 20). Estos residuos se utilizaron como índice de estado corporal que se compararon entre etapas para cada sexo.

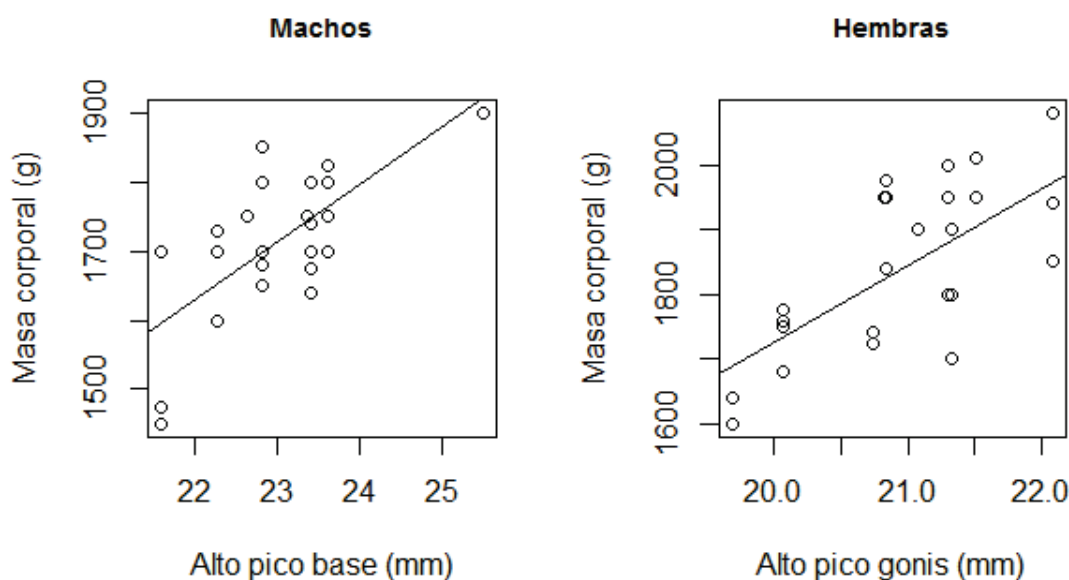


Figura 20. Relación entre la masa corporal y la medida del alto del pico en la base para machos (a) y alto del pico a la altura del gonis para hembras (b) de skua pardo.

Parámetros bioquímicos

Las muestras de sangre fueron tomadas a los individuos cuando se recuperaron las unidades GPS y se les separó el plasma por centrifugación (3.500 rpm durante 10 min). En las muestras de plasma se determinó la concentración y actividad de diez metabolitos asociados a las principales rutas metabólicas mediante ensayos ezimáticos quimioluminiscentes. Con este fin, se utilizó un analizador de bioquímica e inmunología automático Architect i2000 (Abbott Diagnostics, Illinois, USA). Las determinaciones se llevaron a cabo de acuerdo a los procesos operativos estándar. Los metabolitos determinados fueron: urea, ácido úrico, triglicéridos, ácidos grasos libres (NEFA,

Randox, USA), colesterol total, lipoproteínas asociadas a colesterol (HDL, LDL), proteínas totales, glucosa y las enzimas aspartato aminotransferasa (GOT) y alanino aminotransferasa (GPT). Además, a partir de los valores de triglicéridos obtenidos experimentalmente se calculó de forma teórica los niveles de VLDL mediante la fórmula $VLDL = \text{triglicéridos (mg/ml)} / 5$.

Estado inmunológico

Para caracterizar el estado inmunológico de las aves se determinó la proporción heterófilos:linfocitos. Los frotis fijados con metanol se tiñeron con colorante de Wright. Para ello se colocaron 1,5 ml de solución de Wright sobre los frotis y se los dejó reposar durante 3 min. Luego se agregaron 1,5 ml de agua destilada y se dejó reposar por otros 6 min luego de lo cual los frotis se enjuagaron con agua destilada y se dejaron secar a temperatura ambiente. Los frotis teñidos se observaron al microscopio óptico a 1000X con aceite de inmersión y en un recuento de 100 leucocitos totales se clasificaron las células como linfocitos, heterófilos, eosinófilos, basófilos y neutrófilos (Campbell 1994). La observación y el recuento se realizaron siguiendo un patrón de guarda griega que cubrió todo el ancho de los frotis y luego se calculó la proporción heterófilos:linfocitos.

Análisis de datos

Los desvíos del peso esperado mostraron normalidad y homogeneidad en sus varianzas. En el caso de los metabolitos sanguíneos, la mitad de los parámetros (proteínas, urea, triglicéridos, vldl, GPT y NEFA) no presentaron distribución normal de los residuos. Sin embargo, ni la transformación logarítmica ni la raíz cuadrada lograron la normalidad de los residuos para todas las variables. Por este motivo se decidió analizar a todas las variables, sin transformación por medio de modelos lineales, de manera de conservar la coherencia en el tratamiento de los datos y debido a la robustez de los modelos utilizados y a la posibilidad que brindan de considerar la identidad de los individuos y la temporada de muestreo como factores aleatorios.

Se realizaron comparaciones de todas las variables analizadas (índice de estado corporal, parámetros bioquímicos y estado inmunológico) entre las diferentes etapas del período reproductivo para analizar cambios a lo largo de la temporada. Además, se compararon todos los parámetros correspondientes a la etapa de In entre los individuos cuyos huevos eclosionaron y aquellos que perdieron la nidada en dicha etapa. Por último, se utilizó la distancia promedio de desplazamiento diario (Capítulo III) durante la etapa de In como indicador del nivel de actividad realizada por los individuos, y se evaluó su relación con los valores de las diferentes variables durante la misma etapa.

El índice de estado corporal, la concentración de los diferentes metabolitos y la relación heterófilos:linfocitos entre las diferentes etapas del período reproductivo se evaluaron por medio de un GLMM (función lme) ajustado por máxima verosimilitud. La comparación de los tres tipos de parámetros (índice de estado corporal, concentración de metabolitos y relación heterófilos:linfocitos) en la etapa de In entre los individuos que perdieron la nidada en esa etapa y aquellos cuyos huevos eclosionaron, se realizó por medio de un GLMM para una distribución binomial de la variable respuesta (función glmer), incorporando igual que antes, la identidad de los individuos y el año como factores aleatorios. Esta comparación no se realizó para los valores de NEFA, debido a que este metabolito fue medido sólo en individuos que criaron pichones. La evaluación de la relación entre los valores de los diferentes parámetros durante la etapa de incubación y la distancia de desplazamiento diario durante la misma etapa, se realizó por medio de una regresión lineal (función lm).

En todos los casos se consideró que los resultados fueron significativos estadísticamente con valores de $p < 0,05$.

Resultados

Índice de estado corporal

La masa corporal de las hembras fue mayor a la de los machos en las tres etapas del período reproductivo, y en ambos sexos, el cambio en la masa corporal a lo largo del período reproductivo no presentó diferencias significativas (Machos: $F = 1,08$, $p = 0,36$; Hembras: $F = 0,21$, $p = 0,81$) (Tabla 11).

Tabla 11. Masa corporal (g) de machos y hembras de skua pardo en las tres etapas del período reproductivo.

	Machos			Hembras		
	\bar{X}	DE	n	\bar{X}	DE	n
In	1735	80	13	1853	126	16
Pi	1696	123	7	1832	148	7
Pv	1642	163	3	1809	118	4

Por otro lado, las hembras mostraron también un mayor tamaño en todas las medidas morfológicas tomadas excepto en la de uña del pico (Tabla 12), sin embargo sólo para las medidas de alto en la base y ancho del pico esas diferencias fueron significativas.

Tabla 12. Medidas corporales (mm) de machos y hembras de skua pardo.

	Machos		Hembras		<i>t</i>	<i>p</i>
	<i>n</i> = 10		<i>n</i> = 11			
	\bar{X}	<i>DE</i>	\bar{X}	<i>DE</i>		
Cuerda del ala	418,7	6,7	424,4	11,5	1,4	0,181
Tarso	75,1	3,2	77,0	2,3	1,5	0,144
Culmen	51,7	2,4	52,2	1,9	0,5	0,648
Alto pico en la base	23,1	1,0	24,3	1,1	2,4	0,026
Alto pico en gonis	20,8	0,8	20,9	0,7	0,4	0,692
Ancho pico	23,1	0,8	24,5	1,3	2,8	0,012
Uña pico	28,9	2,0	28,6	3,4	-0,2	0,817

El índice de estado corporal muestra una tendencia a la disminución entre etapas sucesivas en machos, mientras que en las hembras se observa lo mismo sólo hacia la última etapa (Figura 21). Sin embargo esas diferencias entre etapas no fueron significativas en ninguno de los dos sexos (Machos: In - Pi: $t = -0,68$, $p = 0,52$; Pi - Pv: $t = -1,26$, $p = 0,25$. Hembras: In - Pi: $t = -0,38$, $p = 0,71$; Pi - Pv: $t = -1,45$, $p = 0,18$). La comparación del índice de estado corporal durante la etapa de incubación entre individuos que perdieron la nidada durante esa etapa y aquellos cuyos huevos eclosionaron no mostró diferencias significativas ($Z = 0,5$, $p = 0,62$) (Figura 22). De la misma manera, la relación entre la distancia de desplazamiento diario durante la etapa de incubación y el índice de estado corporal no mostró un buen ajuste ($F = 0,72$, $p = 0,40$; $r^2 = 0,03$).

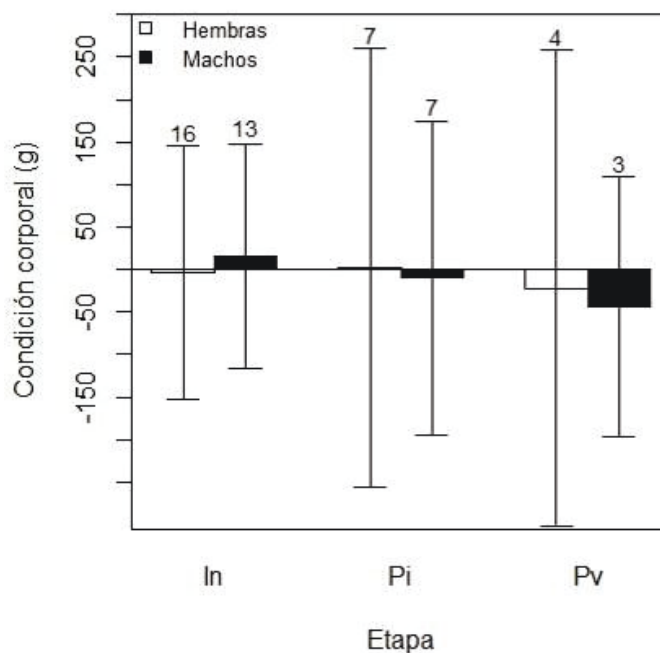


Figura 21. Condiciones corporales de machos y hembras de skua pardo en cada etapa del período reproductivo. Se indican la media, el DE y el n .

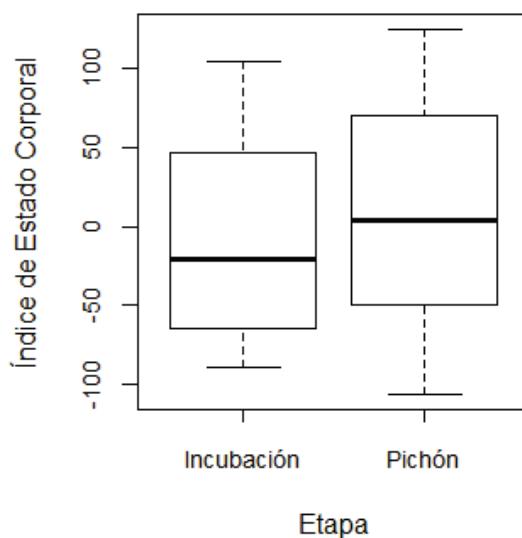


Figura 22. Estado corporal durante la etapa de In de skuas pardos que perdieron la nidada durante esa etapa (Incubación) y aquellos cuyos huevos eclosionaron (Pichón). (Referencias del gráfico: línea central; mediana; caja: percentiles 25 y 75; bigotes: valores máximo y mínimo).

Parámetros bioquímicos

Ninguno de los parámetros analizados presentó diferencias significativas entre sexos en ninguna de las etapas del período reproductivo.

La comparación entre etapas del período reproductivo indicó diferencias significativas en proteínas totales, urea, triglicéridos, colesterol, VLDL, GOT y GPT (Figura 23). Tanto las proteínas como los triglicéridos, colesterol y VLDL disminuyeron su concentración en plasma entre las etapas, mientras que la concentración de urea aumentó a lo largo del período reproductivo, y las enzimas GOT y GTP tuvieron su concentración máxima durante la etapa de Pi (Figura 23).

El único metabolito sanguíneo que mostró diferencias significativas entre los individuos que perdieron la nidada en la etapa de incubación y aquellos cuyos huevos eclosionaron fue el HDL (Figura 24) y los NEFA fueron los únicos que mostraron ajuste en su relación con la distancia de desplazamiento diario (Figura 25).

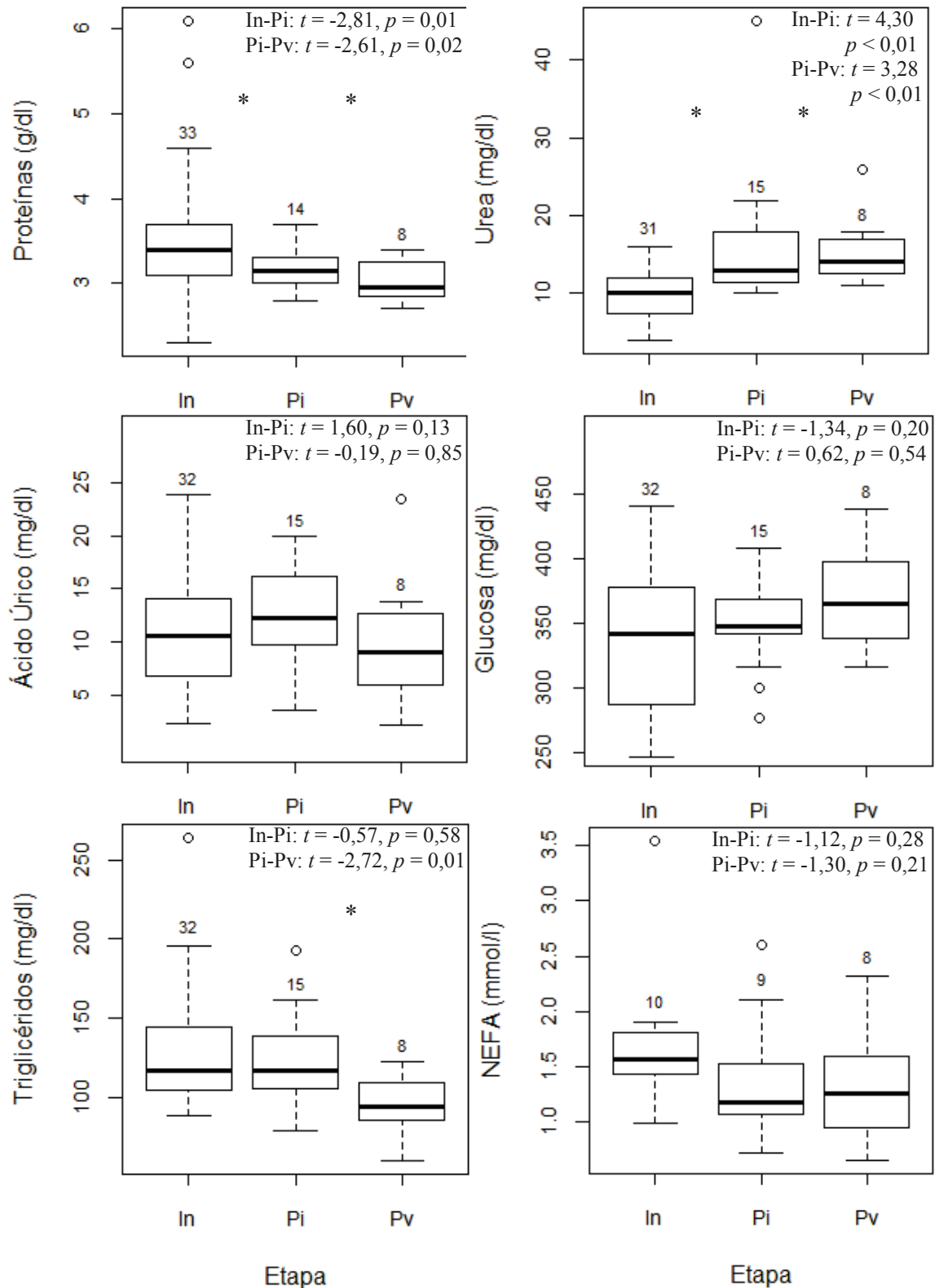


Figura 23. Concentraciones de metabolitos en plasma sanguíneo de skuas pardos en cada una de las etapas de su período reproductivo. Se indican los parámetros de significatividad de las comparaciones entre etapas sucesivas (In-Pi y Pi-Pv). (Referencias del gráfico: línea central; mediana; caja: percentiles 25 y 75; bigotes: valores máximo y mínimo o 2 desvíos estándar en caso de que haya outliers; puntos abiertos: outliers; *: significatividad; los números indican el n).

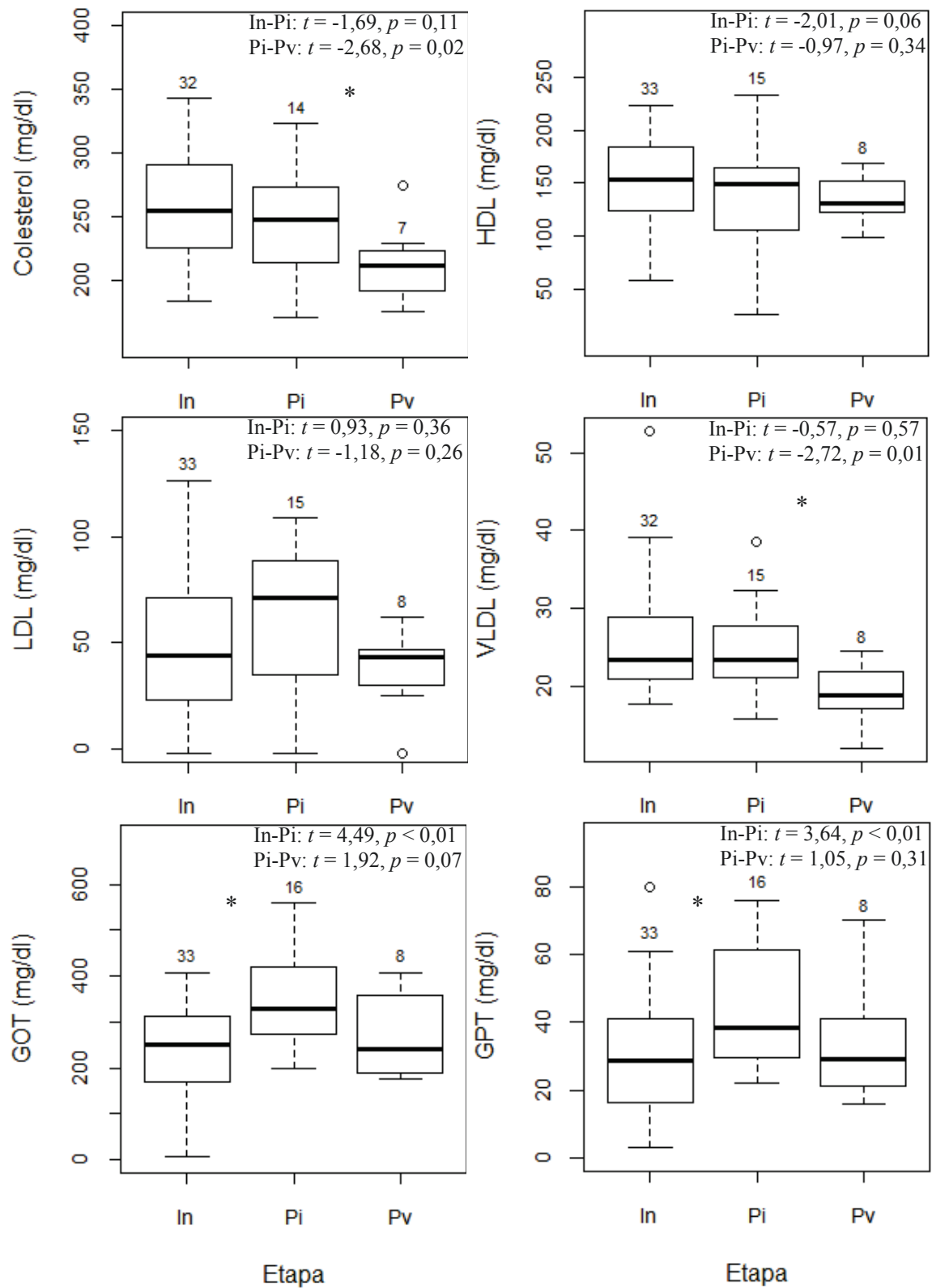


Figura 23. Continuación.

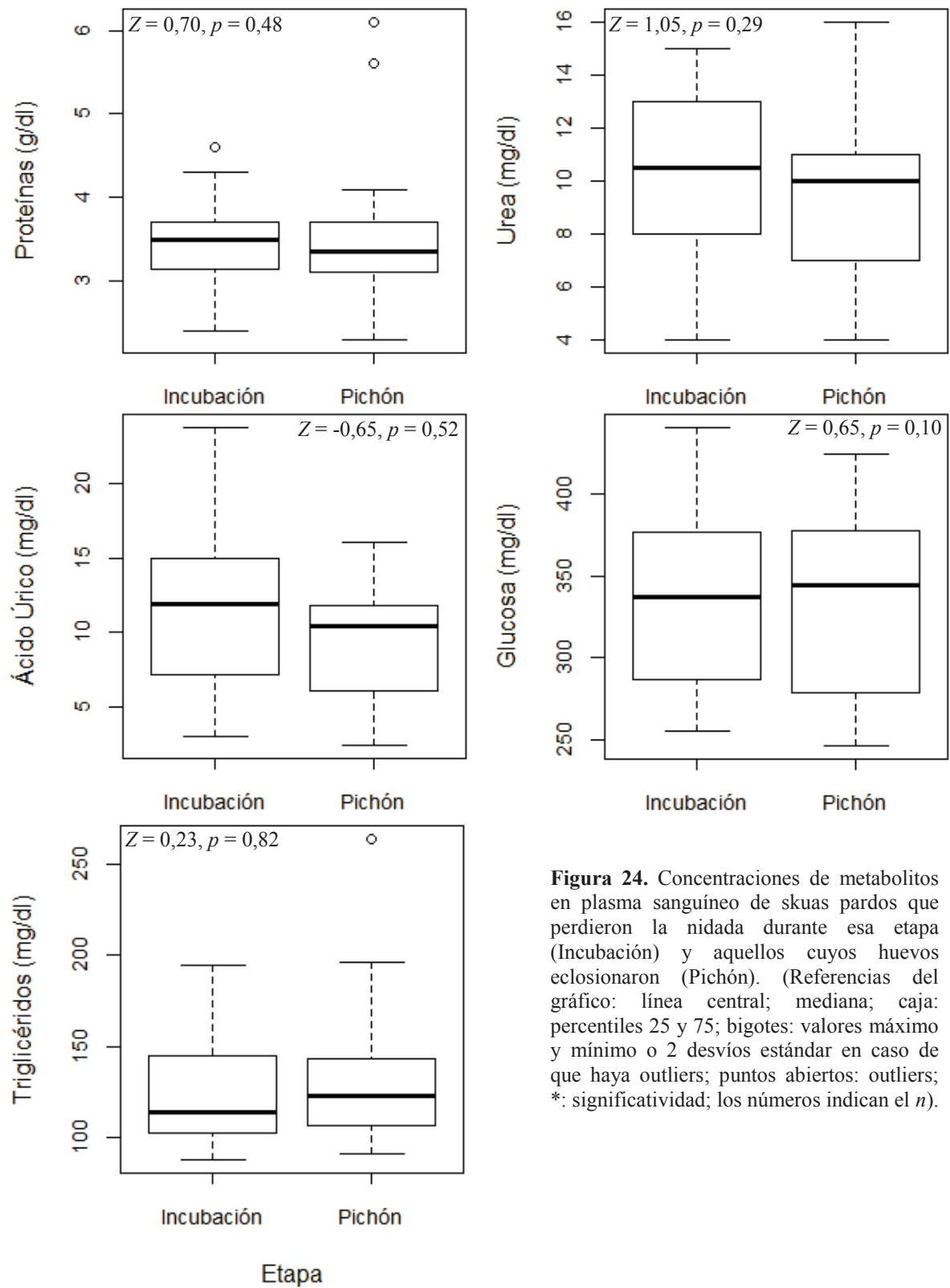


Figura 24. Concentraciones de metabolitos en plasma sanguíneo de skuas pardos que perdieron la nidada durante esa etapa (Incubación) y aquellos cuyos huevos eclosionaron (Pichón). (Referencias del gráfico: línea central; mediana; caja: percentiles 25 y 75; bigotes: valores máximo y mínimo o 2 desvíos estándar en caso de que haya outliers; puntos abiertos: outliers; *: significatividad; los números indican el *n*).

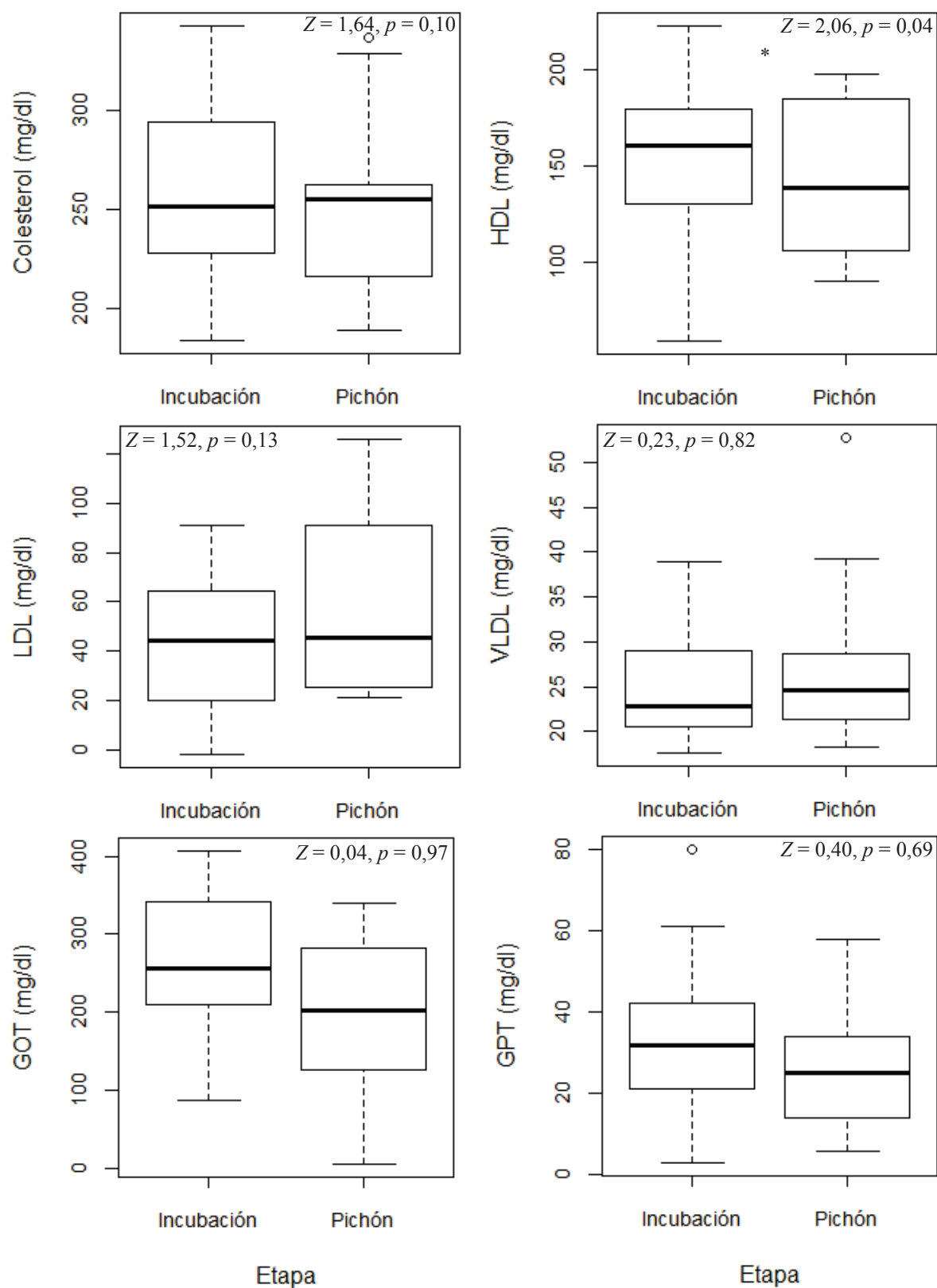


Figura 24. Continuación.

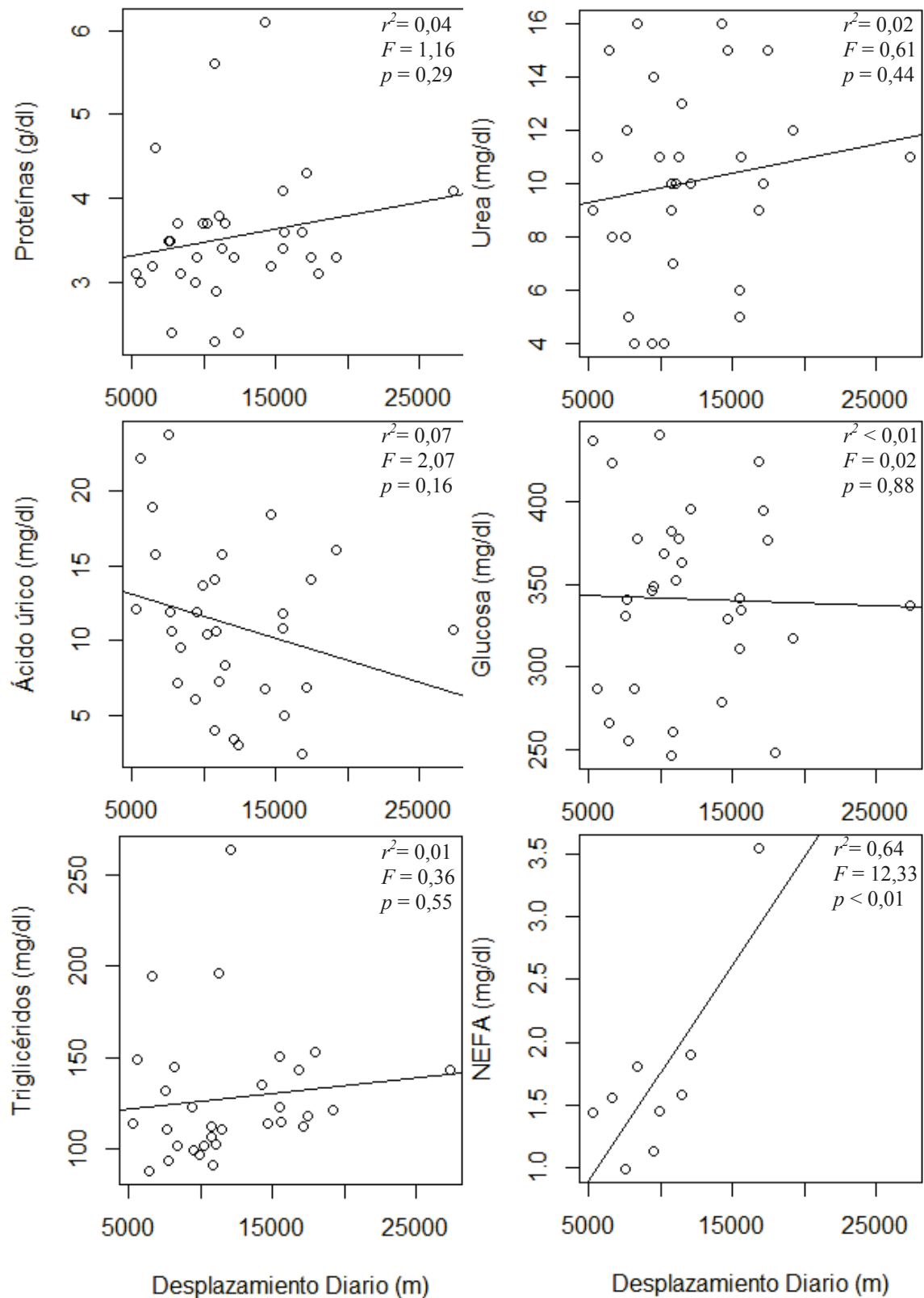


Figura 25. Relación entre la distancia promedio de desplazamiento diario y la concentración plasmática de metabolitos sanguíneos de skuas pardos durante su etapa de incubación.

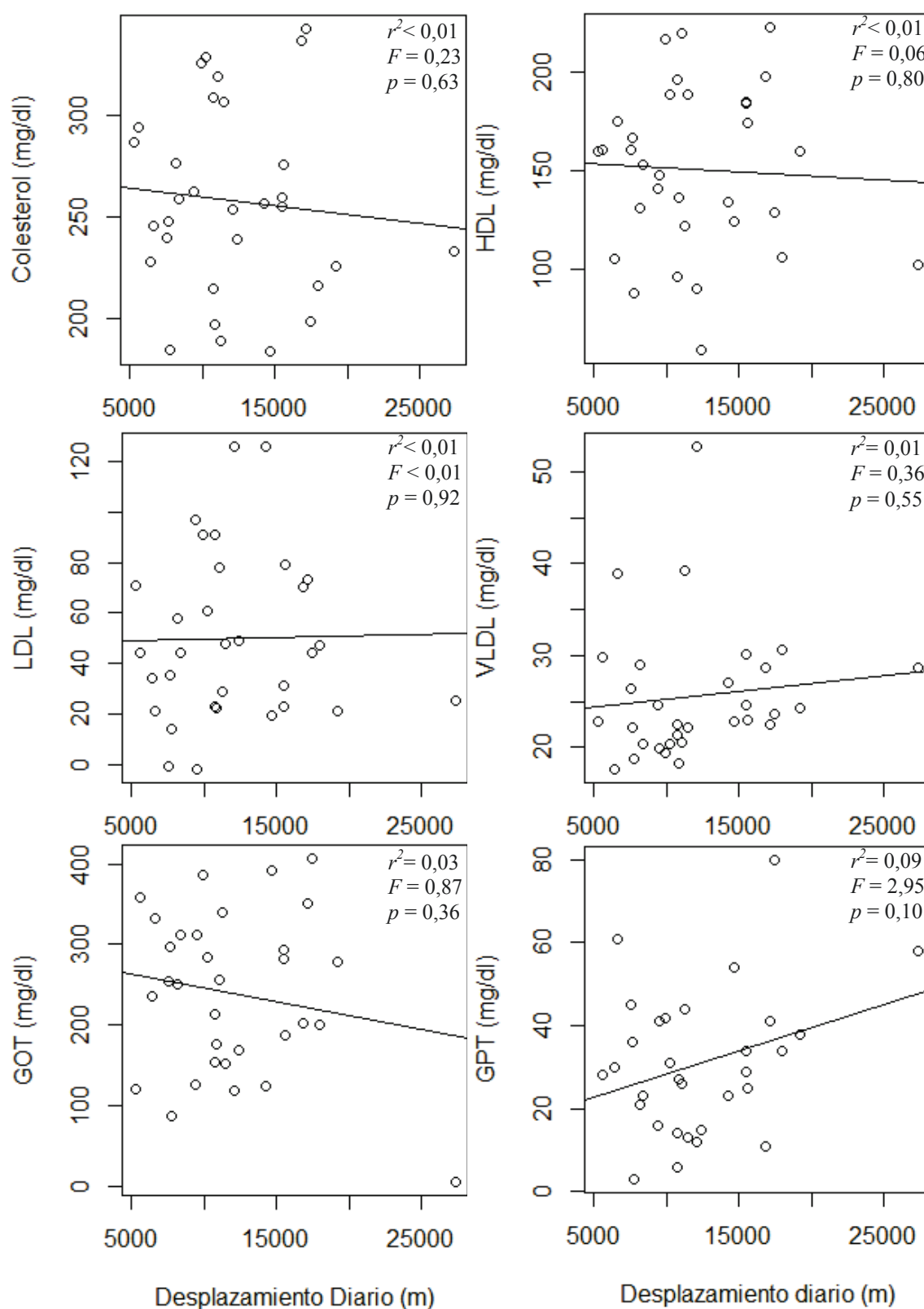


Figura 25. Continuación.

Estado inmunológico

Se analizaron un total de 56 frotis (Tabla 13) en los que se identificaron los cinco tipos de leucocitos (Figura 26).

Tabla 13. Número de frotis analizados en cada etapa del período reproductivo y temporada.

	<i>n</i>	
	2012-2013	2013-2014
In	17	17
Pi	8	5
Pv	6	2

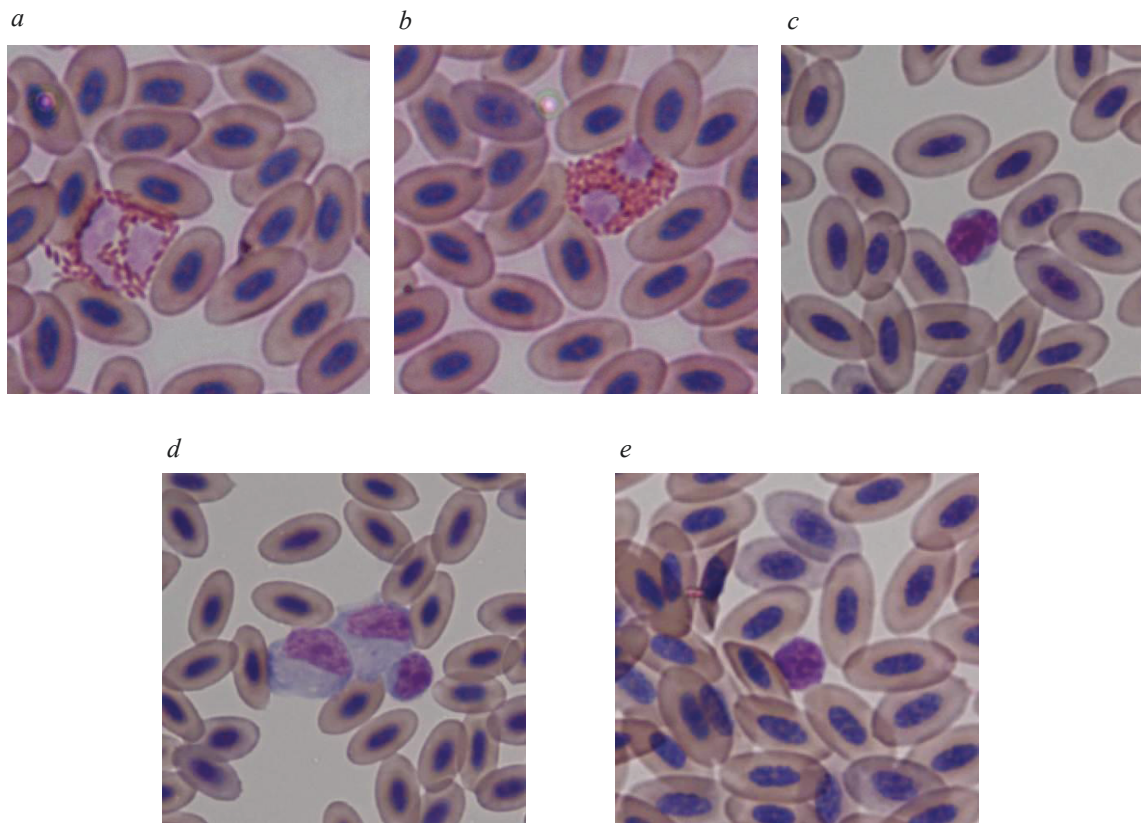


Figura 26. Leucocitos de skuas pardos: (a) un heterófilo, (b) un eosinófilo, (c) un linfocito, (d) dos monocitos y un linfocito, (e) un basófilo. (1000X).

En todos los casos se observó una alta predominancia de heterófilos y linfocitos sobre los otros tipos de leucocitos, con una marcada variabilidad en las relaciones entre ellos y una casi completa ausencia de basófilos en la mayoría de los casos (Tabla 14).

Tabla 14. Perfil leucocitario (%) por sexo de skua pardo.

	Machos ($n = 21$)		Hembras ($n = 29$)	
	\bar{X}	DE	\bar{X}	DE
Heterófilos	56,57	20,31	68,03	19,04
Linfocitos	31,24	19,09	17,17	12,77
Monocitos	9,62	6,38	11,86	6,57
Eosinófilos	0,14	0,65	0,28	0,70
Basófilos	0,05	0,22	0,28	0,84

Sólo en la etapa de In se encontraron diferencias significativas en la relación heterófilos:linfocitos entre los dos sexos (In: $W = 48$, $p < 0,01$; Pi: $W = 13$, $p = 0,91$; Pv: $W = 2$, $p = 0,11$). Ninguno de los dos sexos mostró diferencias significativas en este parámetro entre las etapas del período reproductivo (Machos: In - Pi: $t = 0,46$, $p = 0,67$; Pi - Pv: $t = -1,48$, $p = 0,20$; Hembras: In - Pi: $t = -0,91$, $p = 0,40$; Pi - Pv: $t = -0,78$, $p = 0,46$) (Figura 27).

La relación heterófilos:linfocitos en la etapa de In no fue estadísticamente significativa entre los skuas pardos que perdieron su nidada en dicha etapa que en aquellos cuyos huevos eclosionaron ($Z = -1,65$, $p = 0,10$) (Figura 28).

El área de acción en la etapa de incubación no mostró un buen ajuste en su correlación con la relación heterófilos:linfocitos correspondiente a la misma etapa ($r^2 = 0,04$) ni tener efectos significativos sobre ella ($F = 1,17$, $p = 0,29$).

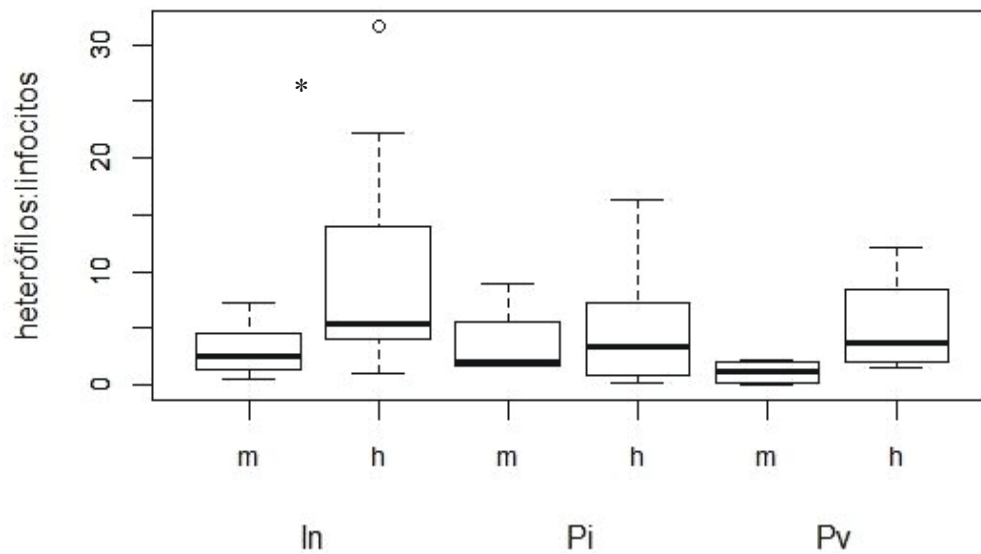


Figura 27. Relación heterófilos:linfocitos para cada sexo de skua pardo en cada una de las etapas del período reproductivo. (Referencias del gráfico: línea central; mediana; caja: percentiles 25 y 75; bigotes: valores máximo y mínimo o 2 desvíos estándar en caso de que haya outliers; puntos abiertos: outliers; *: significatividad).

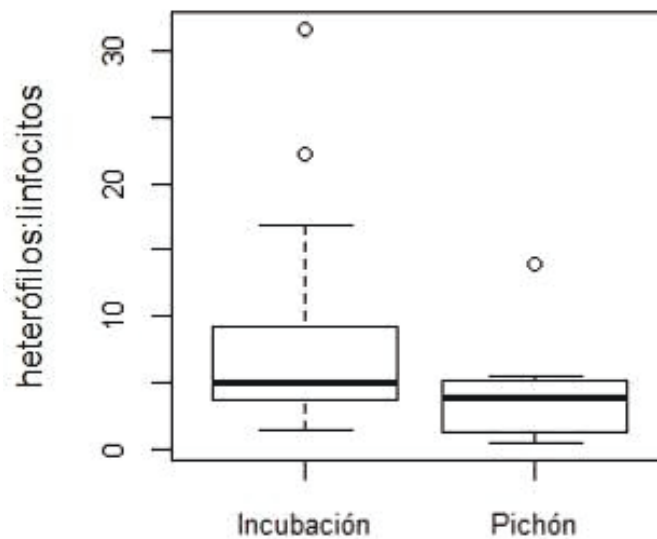


Figura 28. Relación heterófilos:linfocitos en la etapa de In de skuas pardos que perdieron su nidada durante esa etapa y skuas cuyos huevos eclosionaron. (Referencias del gráfico: línea central; mediana; caja: percentiles 25 y 75; bigotes: valores máximo y mínimo o 2 desvíos estándar en caso de que haya outliers; puntos abiertos: outliers).

Discusión

Sólo algunos de los parámetros bioquímicos analizados variaron su concentración en plasma a lo largo del período reproductivo indicando un bajo consumo energético con la dieta y la degradación de reservas proteicas, mientras que ni el índice de estado corporal ni la relación heterófilos:linfocitos mostraron una tendencia entre etapas. De la misma manera, no se encontraron relaciones entre ninguna de las variables analizadas y el nivel de actividad desarrollada ni el éxito reproductivo de los skuas pardos.

La extracción de muestras de sangre no indujo efectos perjudiciales en los individuos muestreados, ya que no se observaron cambios en el estado corporal entre tomas de muestras sucesivas ni abandonos de nidos. Esto es esperable debido a que el volumen extraído corresponde al 0,25 % de la masa corporal, menor al límite del 1% propuesto para evitar efectos nocivos en las aves muestreadas (Fair *et al.* 2010). Por otro lado, las muestras de sangre se extrajeron dentro de los 5-10 min de la captura. Los niveles leucocitarios se empiezan reflejar el estrés generado por la captura luego de 30 min (Cirule *et al.* 2012), por lo que los resultados obtenidos en este trabajo reflejarían las condiciones previas de los individuos.

Tanto la masa corporal como las medidas morfológicas tomadas en los skuas pardos confirman el dimorfismo sexual reverso informado para la especie (Furness 1987; Phillips *et al.* 2002). Los índices de estado corporal permiten considerar el tamaño estructural además del peso de los individuos, otorgando en general una estimación más precisa de las condiciones energéticas en las que se encuentran las aves (Boersma & Ryder 1983). A diferencia de lo esperado, no se encontraron variaciones en el estado corporal de los skuas pardos a lo largo del período reproductivo.

Las medidas morfológicas tomadas a los individuos estudiados no tuvieron, en general, una buena correlación con la masa corporal. Esto puede ocurrir debido a una baja variabilidad de tamaño entre individuos en la población estudiada. El desvío estándar de las medidas que mejor se correlacionaron con la masa corporal, alto del pico en su base para los machos y alto del pico en el gonis para las hembras, representó sólo el 4,3 y 3,3 % del valor medio de la variable, respectivamente, evidenciando una baja variabilidad de estas medidas entre individuos.

Esta baja variabilidad de tamaño puede ser la causa de la escasa correlación entre las medidas y la masa corporal, y de que el índice de estado corporal generado a partir de ella no permita capturar eficientemente diferencias en el estado corporal de los individuos. Los residuos obtenidos al aplicar las medidas de masa corporal en un índice generado a partir de una correlación deficiente, pueden presentar una gran variabilidad, como la encontrada en este caso, que se hace aún mayor en las dos etapas finales, que tienen los menores números de muestras.

La falta de relación entre el éxito de eclosión de los individuos y su estado corporal coincide con lo reportado para otra población de esta especie (Bertoldi Carneiro *et al.* 2015). La falta de efecto de esta variable así como del nivel de actividad desarrollada, puede deberse a la inexistencia real de patrones, o a que la dispersión en los valores del índice de estado corporal las oculten. Se han informado casos en los que ocurren variaciones en el estado corporal con el transcurso del período reproductivo, especialmente marcadas luego del nacimiento de los pichones (Croll *et al.* 1991; Weimerskirch & Lys 2000; Kalmbach *et al.* 2004). Sin embargo, se han informado también casos en los que tales diferencias en el estado corporal no fueron detectadas (Freed 1981) incluso a pesar de que sí se registraran diferencias en los niveles de corticosterona (Lormée *et al.* 2003). Ello sugiere que los efectos del estrés pueden ser contrarrestados con algún mecanismo que impida que los mismos se reflejen en la masa corporal de los individuos.

Frente a un escenario en el que los skuas se encontraran consumiendo sus reservas energéticas almacenadas en tejido muscular, se esperarían altos niveles de los productos del catabolismo de las proteínas (ácido úrico y urea) acompañados de un bajo nivel de proteínas en plasma (Alonso-Álvarez *et al.* 2002). Por el contrario, si estos metabolitos se encuentran en concentraciones elevadas en el plasma, se puede inferir que la ingesta de proteínas es alta, y se están utilizando las proteínas ingeridas como fuente de energía, y posiblemente siendo almacenadas en músculo. A pesar de que el nivel de ácido úrico en plasma no mostró cambios entre etapas, la disminución en la concentración de proteínas totales, acompañada de un aumento en el nivel de urea, sugiere que los skuas pardos aumentarían el consumo de reservas energéticas almacenadas en tejido muscular (Alonso-Álvarez *et al.* 2002).

La formación de depósitos adiposos, que indica un exceso de consumo energético que permite almacenar reservas para su utilización en momentos de déficit, se refleja en elevadas concentraciones de triglicéridos en plasma, que indican una ingesta elevada de grasas, y altos niveles de colesterol y lipoproteínas, particularmente VLDL, que son la forma en la que los triglicéridos se transportan a los músculos para su utilización como fuente de energía y al tejido adiposo para su almacenamiento (Smith *et al.* 2007; Antonio García *et al.* 2010; Price 2010). Por el contrario, el consumo de reservas corporales lipídicas se caracteriza por una baja presencia en plasma de triglicéridos y una alta concentración de NEFA, que es la forma en que los ácidos grasos se liberan de los adipocitos y son transportados a las células musculares (Price 2010) y se esperarían también bajos niveles de colesterol (Antonio García *et al.* 2010).

En los skuas pardos estudiados, se observó una disminución en el contenido de triglicéridos, colesterol y VLDL en plasma entre las etapas de Pi y Pv. Estos resultados indicarían que hacia las etapas finales del período reproductivo hay una disminución en la tasa de ingesta de triglicéridos y de formación de depósitos de grasa, pero al no haberse registrado un aumento en la concentración de NEFA, no es posible asegurar que la menor ingesta de grasas vaya acompañada de una mayor utilización de depósitos lipídicos internos. Este patrón podría estar relacionado con el cambio en la dieta registrado entre las etapas de Pi y Pv (Capítulo IV), que implica un aumento de consumo de krill y disminución en el consumo de pingüinos.

La glucosa constituye el nutriente más fácilmente asimilable para la obtención de energía. La estabilidad en la concentración de este metabolito a lo largo de las tres etapas, la falta de evidencia de utilización de depósitos lipídicos internos aún cuando su consumo disminuye, y la evidencia que sugiere la degradación de depósitos proteicos, indicarían que los skuas utilizan sus reservas proteicas como fuente de energía a lo largo de su período reproductivo.

Las reservas lipídicas son en general las más utilizadas como fuente de energía debido a su mayor economía de almacenamiento y contenido energético (McWilliams *et al.* 2004). La falta de indicadores de consumo de reservas lipídicas en los skuas pardos, podrían sugerir que estas aves se encuentran condiciones de déficit energético al comienzo del

período reproductivo, por lo que posteriores reducciones en la energía obtenida por medio de la dieta, se compensarían con el consumo de reservas proteicas.

Las enzimas GOT y GPT que indican daño celular, que puede haber ocurrido en las células musculares y por lo tanto indicar un aumento en el nivel de ejercicio realizado, mostraron un aumento en sus concentraciones entre las etapas de In y Pi. Este resultado podría vincularse con un aumento en el nivel de actividad realizado luego del nacimiento de los pichones, debido a sus requerimientos alimenticios. Sin embargo la concentración de estas enzimas medidas durante la etapa de In no mostró relación con el nivel de actividad desarrollado por los individuos durante la misma etapa.

Al igual que lo ocurrido con las enzimas GOT y GPT, la mayoría de los metabolitos analizados no se relacionó con el nivel de actividad de los individuos. La única excepción la constituyen los NEFA, que indican un mayor consumo de reservas lipídicas en las aves con mayor actividad.

El único metabolito que mostró diferencias entre los individuos que perdieron la nidada en la etapa de In y aquellos cuyos huevos eclosionaron fue el HDL. La diferencia en este metabolito es inversa a la esperada, ya que indicaría un mayor transporte de lípidos para la formación de depósitos en los individuos que perdieron la nidada. Esto, sumado a la falta de diferencias en otros metabolitos indicadores del estado de consumo y utilización de lípidos (triglicéridos, colesterol total, LDL y VLDL), no permite inferir ninguna relación entre las condiciones nutricionales, indicadas por los parámetros bioquímicos analizados, y el éxito reproductivo de los skuas pardos.

La relación heterófilos:linfocitos mostró una variabilidad muy alta entre individuos, pero tanto esto, como la baja presencia de basófilos entre los leucocitos de las aves son patrones habituales (D'Amico *et al.* 2010; Levigre *et al.* 2011). Los valores informados para individuos reproductores de skua polar del sur también indican un predominio de heterófilos (51,9%) y linfocitos (45,0%) en el perfil leucocitario, pero con una relación heterófilos:linfocitos menor (1,52) (Kursa & Bezrukov 2008) que la encontrada en el presente trabajo (Machos: 1,81; Hembras: 3,96).

A diferencia de lo ocurrido con el resto de las variables analizadas, la relación heterófilos:linfocitos mostró diferencias entre los sexos. Las hembras tuvieron mayor valor que los machos en este parámetro, especialmente durante la etapa de In, lo cual

podría indicar que las hembras se encuentran bajo un mayor nivel de estrés que los machos. Los resultados mostrados por este parámetro no indican que haya cambios en el nivel de estrés experimentado por los individuos a lo largo de su período reproductivo. De la misma manera, este parámetro no indicó diferentes condiciones de estrés durante la etapa de In entre individuos exitosos y los que perdieron la nidada durante la incubación, ni en relación con el nivel de actividad que desarrollan.

La sensibilidad del sistema inmune frente a situaciones de estrés es muy alta. Sin embargo, los cambios en este sistema debido a condiciones de estrés pueden no verse reflejados en las proporciones de leucocitos, sino en la actividad de los anticuerpos, que se observa en parámetros como la aglutinación y la hemólisis (Nebel *et al.* 2012). Por lo tanto, a pesar de que el análisis realizado permite inferir un mayor nivel de estrés en hembras que en machos, otro tipo de análisis que detecte cambios más sutiles debería ser utilizado para explorar cambios temporales en el nivel de estrés dentro de cada sexo.

Se han encontrado casos en los que los niveles de estrés se reflejan en parámetros inmunológicos y niveles de corticosterona, pero no en la masa ni índice de estado corporal (Lormée *et al.* 2003; Machado-Filho *et al.* 2010). Es posible que los skuas pardos tengan mecanismos que permitan contrarrestar los efectos de los estímulos estresantes, impidiendo que se reflejen en muchos de los parámetros estudiados, pero que se puedan detectar en niveles más basales en la cascada de efectos desencadenada frente a situaciones de estrés. Por ello, el análisis de los niveles de corticosterona en diferentes momentos del período reproductivo podría permitir identificar variaciones en el nivel de estrés experimentado por los individuos durante esta etapa de su ciclo de vida.

CAPÍTULO VI

DISCUSIÓN GENERAL

Los resultados obtenidos en el presente trabajo permiten identificar variaciones en varios aspectos de la ecología de los skuas pardos a través de su período reproductivo.

El área en la que los skuas pardos se mueven y el nivel de actividad que realizan, así como el patrón de presencia de los padres en el nido muestran una vinculación con las demandas reproductivas. Las necesidades de cuidados de los pichones al nacer podrían ser la causa de la reducción observada en el área de acción de los padres, mientras que la posterior expansión del área de acción durante la etapa de emplume de los pichones podría tener su origen en la mayor demanda de alimento. La expansión del área de acción de los padres hacia la última etapa del período reproductivo coincide con un aumento del tiempo que el nido es dejado sin cuidados, como fue previamente descrito en la especie (Pietz 1987; Phillips *et al.* 2004), y es acompañada también por un aumento en el nivel de actividad realizada, lo que puede indicar un mayor esfuerzo en la búsqueda de alimento (Drent & Daan 1980).

Estos cambios en las características de los movimientos de los skuas pardos pueden estar vinculados con una mayor incorporación en la dieta de recursos marinos a medida que avanza el período reproductivo. El análisis de isótopos estables mostró un aporte de recursos marinos en la dieta de esta especie mayor al esperado, y sugiere una permanencia en sangre de remanentes de la dieta mantenida durante el período reproductivo. Sin embargo, la estabilidad en los valores de $\delta^{13}\text{C}$, indicando sitios de forrajeo en el área antártica (Quillfeldt *et al.* 2005; Jaeger *et al.* 2010), y la disminución el valor de $\delta^{15}\text{N}$, así como los resultados propuestos por el modelo de mezclas isotópicas, indican que el aporte de recursos marinos a la dieta de los skuas pardos aumenta a lo largo del período reproductivo. El cambio en la dieta durante el período reproductivo fue previamente informado en skuas pardos (Phillips *et al.* 2004; Hahn *et al.* 2005; Anderson *et al.* 2009). El aumento en la incorporación de recursos marinos se puede deber a la necesidad de suplementación de la dieta hacia el final de la temporada,

cuando los pingüinos son menos disponibles y accesibles, y los requerimientos de los pichones de skuas son mayores (Hahn & Bauer 2008; Graña Grilli *et al.* 2014).

Durante el transcurso del período reproductivo hay una disminución en la incorporación de grasas de la dieta. Este cambio en el aporte energético de la dieta en conjunción con el aumento en la actividad realizada podrían determinar el aumento en el consumo de reservas proteicas corporales (Alonso-Álvarez *et al.* 2002). Sin embargo, la relación entre el nivel de actividad desarrollado y el consumo de reservas corporales indicó un mayor consumo de reservas lipídicas en lugar de proteicas en individuos con mayor nivel de actividad, por lo que este aspecto requiere mayor investigación. A diferencia de lo ocurrido en otras especies, en las que el nivel de actividad tuvo un efecto sobre el estado corporal de los individuos (Drent & Daan 1980; Weimerskirch & Lys 2000), las diferencias en la incorporación de lípidos con la dieta y el consumo de reservas proteicas en skuas pardos, no se evidenciaron en el estado corporal de los individuos, ni en el nivel de estrés general reflejado por las condiciones de su sistema inmune.

De acuerdo con lo informado para la especie, las hembras tuvieron una mayor presencia en los nidos respecto de los machos (Burton 1968; Pietz 1986; Oswald *et al.* 2008). Sin embargo, no hubo diferencias entre los sexos en el área que utilizan ni en el nivel de actividad que desarrollan, por lo que no se puede afirmar que la mayor ausencia de los machos se corresponda con una mayor inversión en actividades de alimentación. Tampoco se encontraron diferencias en la dieta ni en el estado corporal y nutricional. El único parámetro que indicó diferencias entre los sexos fueron los correspondientes al estado inmunológico, indicando un mayor nivel de estrés en las hembras, que podría estar relacionado con la actividad de cuidado de la nidada.

Anderson *et al.* (2009) plantea que la similitud de dieta entre los sexos puede deberse a la alimentación de cortejo o a selección de pareja debido a preferencias de forrajeo o calidad intrínseca. Los datos de movimientos coincidentes entre sexos sumados a los resultados que confirman la similitud de dieta permiten establecer que esa similitud de dieta se debe a que ambos individuos se alimentan en el mismo sitio y de los mismos recursos.

Los resultados de este trabajo indican que no habría relación entre el estado corporal, nutricional e inmunológico de los skuas pardos y su probabilidad de éxito en la eclosión de los huevos, de acuerdo con información previa sobre skuas pardos (Bertoldi Carneiro *et al.* 2015). La vinculación entre diferentes características del estado corporal y el éxito reproductivo ha sido evidente en otras especies (Drent & Daan 1980; Boersma & Ryder 1983; Selman & Houston 1996; Kalmbach *et al.* 2004; Mitchell *et al.* 2012). La hipótesis de inversión fija predice que las especies longevas de aves mantendrían fijas sus condiciones fisiológicas transmitiendo los costos a la pareja o a su progenie y minimizando el impacto de un necesario aumento de esfuerzo debido por ejemplo a una disminución en la disponibilidad o accesibilidad del alimento (Croll *et al.* 1991; Navarro *et al.* 2008).

Es posible que los skuas comiencen su período reproductivo, luego de la migración, con un estado corporal ya muy cercano a ese límite inferior admisible, y que por esta causa no se detecten tendencias claras de posteriores empobrecimientos de condiciones como sí se ha encontrado en otros casos, especialmente luego del nacimiento de los pichones (Croll *et al.* 1991; Weimerskirch & Lys 2000). Este pobre estado inicial sumado a la necesidad de una recuperación del estado corporal hacia el final de la temporada para realizar la migración invernal (Mitchell *et al.* 2012), que requiere por ejemplo, la formación de depósitos de grasas que luego serán movilizados durante la migración (Price 2010), pueden determinar que si la crianza de los pichones requiere una disminución aún mayor del estado corporal, los padres decidan abandonar la crianza y priorizar la recuperación de su estado. Esto podría explicar la muerte de pichones casi totalmente emplumados y sin evidencias de agresiones por parte de otros individuos ni factores climáticos disminuyendo la cantidad de pichones emancipados en la población de Península Potter (Graña Grilli 2014).

La presencia de los adultos en el nido y las características de sus movimientos no estuvieron relacionados con la pérdida de nidos. Sin embargo, la alta pérdida de nidos en etapa de incubación en Península Potter indica que la predación sería la principal causa posible de fracaso reproductivo (Graña Grilli 2014). Por lo tanto, nuevas evaluaciones de los movimientos y comportamientos de defensa de los skuas pardos serían muy importante para determinar el mecanismo de pérdida de nidos.

La comparación entre la cronología reproductiva de los pingüinos y las fechas de postura de los skuas pardos y su éxito de eclosión en cada temporada, indicaría que a pesar de la alta incidencia de recursos marinos en la dieta, las colonias de pingüinos serían un recurso determinante en el éxito reproductivo de los skuas pardos de Península Potter, como lo sugieren otros estudios de dieta (Burton 1968; Trivelpiece *et al.* 1980; Peter *et al.* 1990; Reinhardt 2000; Malzof & Quintana 2008; Graña Grilli & Montalti 2012). En una temporada de alta sincronización en el comienzo de la reproducción de skuas y pingüinos, las parejas que comenzaron su reproducción de manera más sincrónica con la de los pingüinos fueron las que tuvieron mejor éxito. Por el contrario cuando el comienzo de la reproducción de los pingüinos se adelantó, la fecha de postura de los skuas no pareció influenciar su probabilidad de éxito.

Es posible que la necesidad de recuperación del estado corporal luego de la migración para comenzar la reproducción no permita a los skuas adelantar el comienzo de su reproducción para ajustarse a la cronología reproductiva de los pingüinos. Por este motivo, cuando los pingüinos comienzan su reproducción más temprano en la temporada, los skuas comenzarían su período reproductivo con menor disponibilidad de recursos, lo cual podría impactar en su éxito reproductivo. Si la fecha de comienzo de la reproducción de los pingüinos está mediada por condiciones climáticas, un escenario de cambio climático que conduzca a un adelantamiento progresivo de su período reproductivo podría perjudicar indirectamente a los skuas pardos, si estos no son capaces de ajustar el comienzo de su ciclo reproductivo.

Debido al potencial impacto de este aspecto sobre la ecología de los skuas pardos, se requieren más estudios sobre la influencia de la sincronización de la reproducción de los skuas con la de los pingüinos, así como de las características de los movimientos y comportamiento de alimentación y defensa del nido los skuas pardos, para dilucidar los parámetros que influyen en su éxito reproductivo.

CAPÍTULO VII

BIBLIOGRAFÍA

- Åkesson S. & H. Weimerskirch. 2014. Evidence for sex-segregated ocean distributions of first-winter Wandering Albatrosses at Crozet Islands. *Plos One* 9: e86779.
- Alonso-Alvarez C. M. Ferrer & A. Velando. 2002. The plasmatic index of body condition in Yellow-legged Gulls *Larus cachinnans*: a food-controlled experiment. *Ibis* 144: 147–149.
- Alonso-Alvarez C., C. Perez & A. Velando. 2007. Effects of acute exposure to heavy fuel oil from *Prestige* spill on a seabird. *Aquatic Toxicology* 84: 103–110.
- Anderson D.P., J.D. Forester, M.G. Turner, J.L. Frair, E.H. Merrill, D. Fortin, J.S. Mao & M.S. Boyce. 2005. Factors influencing female home range sizes in elk (*Cervus elaphus*) in North American landscapes. *Landscape Ecology* 20: 257–271.
- Anderson O.R.J., R.A. Phillips, R.F. Shore, R.A.R. McGill, R.A. McDonald & S. Bearhop. 2009. Diet, individual specialization and breeding of brown skuas (*Catharacta antarctica lonnbergi*): an investigation using stable isotopes analysis. *Polar Biology* 32: 27–33.
- Angelier F., H. Weimerskirch & O. Chastel. 2011. Capture and blood sampling do not affect foraging behavior, breeding success and return rate of a large seabird: the black-browed albatross. *Polar Biology* 34: 353–361.
- Antonio García M.T., Y. Hermosa & J.I. Aguirre. 2010. Does breeding status influence haematology and blood biochemistry of yellow-legged gulls? *Acta Biologica Hungarica* 61: 391–400.
- Bearhop S., S. Waldron, S.C. Votier & R. Furness. 2002. Factors that influence assimilation rates and fractionation of nitrogen and carbon stable isotopes blood and feathers. *Physiological and Biochemical Zoology* 75: 451–458.
- Bertoldi Carneiro A.P., A. Manica & R. Phillips. 2014. Foraging behaviour and habitat use by brown skuas *Stercorarius lonnbergi* breeding at South Georgia. *Marine Biology* 161: 1755–1764.

- Bertoldi Carneiro A.P., A. Manica, W.Z. Trivelpiece & R.A. Phillips. 2015. Flexibility in foraging strategies of Brown Skuas in response to local and seasonal dietary constraints. *Journal of Ornithology*. DOI: 10.1007/s10336-015-1156-y
- Boersma D. & J.P. Ryder. 1983. Reproductive performance and body condition of earlier and later nesting ring-billed gulls. *Journal of Field Ornithology* 54: 374–380.
- Bost C.A., J.Y. Georges, C. Guinet, Y. Cherel, K. Pütz, J.B. Charrassin, Y. Handrich, T. Zorn, J. Lage & Y. Le Maho. 1997. Foraging habitat and food intake of satellite-tracked king penguins during the austral summer at Crozet Archipelago. *Marine Ecology Series Progress Series* 150: 21–33.
- Bowen W.D., S.J. Iverson, D.J. Boness & O.T. Oftedal. 2001. Foraging effort, food intake and lactation performance depend on maternal mass in a small phocid seal. *Functional Ecology* 15: 325–334.
- Bradley R.W., F. Cooke, L.W. Loughheed & W.S. Boyd. 2004. Inferring breeding success through radiotelemetry in the marbled murrelet. *Journal of Wildlife Management* 68: 318–331.
- Bridge E.S., J.F. Kelly, A. Contina, R.M. Gabrielson, R.B. MacCurdy & D.W. Winkler. 2013. Advances in tracking small migratory birds: a technical review of light-level geolocation. *Journal of Field Ornithology* 84: 121–137.
- Brooke M. de L. 1985. Skua predation on penguin eggs: the influence of egg quality and location. *Wilson Bulletin* 97: 366–368.
- Bujoczek M. & M. Ciach. 2009. Seasonal changes in the avian diet of breeding sparrowhawks *Accipiter nisus*: how to fulfill the offspring's food demands? *Zoological Studies* 48: 215–222.
- Burton R.W. 1968. Breeding biology of the Brown Skua, *Catharacta skua lönnbergi* (Mathews), at Signy Island, South Orkney Islands. *British Antarctic Survey Bulletin* 15: 9–28.
- Burton R.W. 1968b. Agonistic behaviour of the Brown Skua, *Catharacta skua lönnbergi* (Mathews). *British Antarctic Survey Bulletin* 16: 15–39.
- Cagnacci F., L. Boitani, R.A. Powell & M.S. Boyce. 2010. Animal ecology meets GPS-based radiotelemetry: a perfect storm of opportunities and challenges. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B* 365: 2157–2162.

- Campbell T. 1994. *Hematology*. En: Ritchie B.W., G.J. Harrison & L.R. Harrison (eds.). Avian medicine: Principles and application. pp. 176–198. Wingers, Lake Worth, Florida.
- Campbell M.K. & S.O. Farrell. 2004. *Bioquímica, 4º Ed.* Thompson International Editores, México D.F.
- Carey C. 1996. *Avian energetics and nutritional ecology*. Chapman & Hall, NY.
- Carlini A.R., N.R. Coria, M.M. Santos, J. Negrete, M.A. Juares & G.A. Daneri. 2009. Responses of *Pygoscelis adeliae* and *P. papua* populations to environmental changes at Isla 25 de Mayo (King George Island). *Polar Biology* 32: 1427–1433.
- Carrascal L.M., .C. Senar, I. Mozetich, F. Uribe & J. Domenech. 1998. Interactions among environmental stress, body condition, nutritional status, and dominance in great tits. *Auk* 115: 727–738.
- Catry P. & R.W. Furness. 1999. The influence of adult age on territorial attendance by breeding Great Skuas *Catharacta skua*: an experimental study. *Journal of Avian Biology* 30: 399–406.
- Cerasale D.J. & C.G. Guglielmo. 2006. Dietary effects on prediction of body mass changes in birds by plasma metabolites. *Auk* 123: 836–846.
- Cherel Y. & Y. Le Maho. 1985. Five months of fasting in king penguin chicks: body mass loss and fuel metabolism. *American Journal of Physiology* 18: R387–R392.
- Cherel Y., K.A. Hobson & H. Weimerckirch. 2005. Using stable isotopes to study resource acquisition and allocation in procellariiform seabirds. *Oecologia* 145: 533–540.
- Cherel Y., K.A. Hobson, F. Bailleul & R. Groscolas. 2005b. Nutrition, physiology, and stable isotopes: new information from fasting and molting penguins. *Ecology* 86: 2881–2888.
- Cherel Y. & K.A. Hobson. 2007. Geographical variation in carbon stable isotope signatures of marine top predators: a tool to investigate their foraging areas in the Southern Ocean. *Marine Ecology Progress Series* 329: 281–287.
- Cherel Y., P. Koubbi, C. Giraldo, F. Penot, E. Tavernier, M. Moteki, C. Ozouf-Costaz, R. Causse, A. Chartier & G. Hosie. 2011. Isotopic niches of fishes in coastal, neritic and oceanic waters off Adélie land, Antarctica. *Polar Science* 5: 286–297.

- Cirule D., T. Krama, J. Vrublevska, M.J. Rantala & I. Krams. 2012. A rapid effect of handling on counts of white blood cells in a wintering passerine bird: a more practical measure of stress? *Journal of Ornithology* 153: 161–166.
- Cohen J.B., S.M. Karpanty & J.D. Fraser. 2010. Habitat selection and behavior of Red Knots on the New Jersey Atlantic coast during spring stopover. *Condor* 112: 655–662.
- Costa N.D., D.E. McDonald & R.A. Swan. 1993. Age-related changes in plasma biochemical values of farmed emus (*Dromaius novaehollandiae*). *Australian Veterinary Journal* 70: 341–344.
- Croll D.A., A.J. Gaston & D.G. Noble. 1991. Adaptive loss of mass in thick-billed murre. *Condor* 93: 496–502.
- Croxall J.P. 1982. Energy costs of incubation and moult in petrels and penguins. *Journal of Animal Ecology* 51: 177–194.
- Croxal J.P. 1987. Seabirds: feeding biology and role in marine ecosystems. Cambridge University Press, Cambridge.
- Dahle B. & J.E. Swenson. 2003. Seasonal range size in relation to reproductive strategies in brown bears *Ursus arctos*. *Journal of Animal Ecology* 72: 660–667.
- D'Amico V.L., M. Bertellotti, A. Baker & P.M. González. 2010. Hemathologic and plasma biochemistry values for endangered Red Knots (*Calidris canutus rufa*) at wintering and migratory sites in Argentina. *Journal of Wildlife Diseases* 46: 644–648.
- D'Amico V.L., P.M. González, R.I.G. Morrison & A.J. Baker. 2014. Reverse movements of red knots during northward migration in Argentina. *Ardeola* 61: 63–76.
- Dodge S., G. Bohrer, K. Bildstein, S.C. Davidson, R. Weinzierl, M.J. Bechard, D. Barber, R. Kays, D. Brandes, J. Han & M. Wikelski. 2014. Environmental drivers of variability in the movement ecology of turkey vultures (*Cathartes aura*) in North and South America. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B* 369: 20130195.
- Drent R.H. & S. Daan. 1980. The prudent parent: energetic adjustments in avian breeding. *Ardea* 68: 225–252.

- Ducatez S., S. Dalloyau, P. Richard, C. Guinet & Y. Cherel. 2008. Stable isotopes document winter trophic ecology and maternal investment of adult female southern elephant seals (*Mirounga leonina*) breeding at the Kerguelen Islands. *Marine Biology* 155: 413–420.
- Emslie S.D., N. Karnovsky & W. Trivelpiece. 1995. Avian predation at penguin colonies on King George Island, Antarctica. *The Wilson Bulletin* 107: 317–327.
- Ens B.J., M. Kersten, A. Brenninkmeijer & J.B. Hulscher. 1992. Territory quality, parental effort and reproductive success of Oystercatchers (*Haematopus ostralegus*). *Journal of Animal Ecology* 61: 703–715.
- Fair J., E. Paul & J. Jones. 2010. *Guidelines to the use of wild birds in research*. Ornithological Council. Washington D.C.
- Forero M.G., G.R. Bortolotti, K.A. Hobson, J.A. Donazar, M. Bertellotti & G. Blanco. 2004. High trophic overlap within the seabird community of Argentinean Patagonia: a multiscale approach. *Journal of Animal Ecology* 73: 789–801.
- Francis C.M. & F. Cooke. 1990. Differential timing of spring migration in Rose-breasted Grosbeaks. *Journal of Field Ornithology* 61: 404–412.
- Freed L.A. 1981. Loss of mass in breeding wrens: stress or adaptation? *Ecology* 62: 1179–1186.
- Fryxell J.M., M. Hazell, L. Börger, B.D. Dalziel, D.T. Haydon, J.M. Morales, T. McIntosh & R.C. Rosatte. 2008. Multiple movement modes by large herbivores at multiple spatiotemporal scales. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 105: 19114–19119.
- Furness R.W. 1987. *The skuas*. Poyser, Calton.
- Furness R.W. 1996. *Family Stercorariidae (skuas)*. En: del Hoyo J., A. Elliot & J. Sargatal (eds.). *Handbook of the birds of the world*. Vol. 3, pp. 556–571. Lynx Edicions, Barcelona.
- Gaston A.J., R.C. Ydenberg & G.E.J. Smith. 2007. Ashmole's halo and population regulation in seabirds. *Marine Ornithology* 35: 119–126.
- Gladbach A., R.A.R. McGill & P. Quillfeldt. 2007. Foraging areas of Wilson's storm petrel *Oceanites oceanicus* in the breeding and inter-breeding period determined by stable isotope analysis. *Polar Biology* 30: 1005–1012.

- Griffiths R., M.C. Double, K. Orr & R.J.G. Dawson. 1998. A DNA test to sex most birds. *Molecular Ecology* 7: 1071–1075.
- Graña Grilli M. 2014. Decline in numbers of Antarctic skuas breeding at Potter Peninsula, King George Island, Antarctica. *Marine Ornithology* 42: 161–162.
- Graña Grilli M. & D. Montalti. 2012. Trophic interactions between brown and south polar skuas at Deception Island, Antarctica. *Polar Biology* 35: 299–304.
- Graña Grilli M. & D. Montalti. 2015. Temporal variation in diet composition of an Antarctic seabird in relation to its breeding cycle and that of its main food resource. *Polar Biology* 38. DOI 10.1007/s00300-014-1627-2
- Graña Grilli M., L.J. Marti & D. Montalti. 2014. Uniformity of diet composition of Brown Skua chicks at different ages and between siblings. *Revista Brasileira de Ornitologia* 22: 265–269.
- Guglielmo C.G., D.J. Cerasale & C. Eldermire. 2005. A field validation of plasma metabolite profiling to assess refueling performance of migratory birds. *Physiological and Biochemical Zoology* 78: 116–125.
- Gustafsson L., D. Nordling, M.S. Andersson, B.C. Sheldon & A. Qvarnstrom. 1994. Infectious diseases, reproductive effort and the cost of reproduction in birds. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B* 396: 323–331.
- Hahn S. & H.-U. Peter. 2003. Feeding territoriality and the reproductive consequences in brown skuas *Catharacta antarctica lonnbergi*. *Polar Biology* 26: 552–559.
- Hahn S., H.-U. Peter & S. Bauer. 2005. Skuas at penguin carcass: patch use and state-dependent leaving decisions in a top-predator. *Proceedings of the Royal Society B* 272: 1449–1454.
- Hahn S., K. Reinhardt, M.S. Ritz, T. Janicke, D. Montalti & H.-U. Peter. 2007. Oceanographic and climatic factors differentially affect reproduction performance of Antarctic skuas. *Marine Ecology Progress Series* 334: 287–297.
- Hahn S. & S. Bauer. 2008. Dominance in feeding territories relates to foraging success and offspring growth in brown skuas *Catharacta antarctica lonnbergi*. *Behavioural Ecology and Sociobiology* 62: 1149–1157.

- Hamer K.C., R.W. Furness & R.W.G. Caldow. 1991. The effects of changes in food availability on the breeding ecology of Great Skuas *Catharacta skua* in Shetland. *Journal of Zoology, London* 223: 175–188.
- Harding A.M.A., J. Welker, H. Steen, K.C. Hamer, A.S. Kitaysky, J. Fort, S.L. Talbot, L.A. Cornick, N.J. Karnovsky, G.W. Gabrielsen & D. Grémillet. 2001. Adverse foraging conditions may impact body mass and survival of a high Arctic seabird. *Oecologia* 167: 49–59.
- Harr K.E. 2002. Clinical chemistry of companion avian species: a review. *Veterinary Clinical Pathology* 31: 140–151.
- Harvey S., J.G. Phillips, A. Rees & T.R. Hall. 1984. Stress and adrenal function. *Journal of Experimental Zoology* 232: 633–645.
- Hatch M.I., R.J. Smith & J.C. Owen. 2010. Arrival timing and hematological parameters in Gray Catbirds (*Dumetella carolinensis*). *Journal of Ornithology* 151: 545–552.
- Hedlin E.M., C.S. Houston, P.D. McLoughlin, M.J. Bechard, M.J. Stoffel, D.R. Barber & K.L. Bildstein. 2013. Winter ranges of migratory turkey vultures in Venezuela. *Journal of Raptor Research* 47: 145–152.
- Hill J.K. & K.C. Hamer. 1994. Do Great Skuas *Catharacta skua* respond to changes in the nutritional needs of their chicks? *Seabird* 16: 3–7.
- Hobson K.A. 1990. Stable isotope analysis of Marbled Murrelets: evidence for freshwater feeding and determining of trophic level. *Condor* 92: 897–903.
- Hobson K.A. & R.G. Clark. 1992a. Assessing avian diets using stable isotopes I: Turnover of ^{13}C in tissues. *Condor* 94: 181–188.
- Hobson K.A. & R.G. Clark. 1992b. Assessing avian diets using stable isotopes II: Factors influencing diet-tissue fractionation. *Condor* 94: 189–197.
- Hobson K.A. & R.G. Clark. 1993. Turnover of ^{13}C in cellular and plasma fractions of blood: implications for nondestructive sampling in avian dietary studies. *Auk* 110: 638–641.
- Hobson K.A., J.F. Piatt & J. Pitocchelli. 1994. Using stable isotopes to determine seabird trophic relationships. *Journal of Animal Ecology* 63: 786–798.
- Houston C.S., P.D. McLoughlin, J.T. Mandel, M.J. Bechard, M.J. Stoffel, D.R. Barber & K.L. Bildstein. 2011. Breeding home ranges of migratory Turkey vultures near their northern limit. *Wilson Journal of Ornithology* 123: 472–478.

- Hückstädt L.A., P.L. Koch, B.I. McDonald, M.E. Goebel, D.E. Crocker & D.P. Costa. 2015. Stable isotope analyses reveal individual variability in the trophic ecology of a top marine predator, the southern elephant seal. *Oecologia* 169: 395–406.
- Hyrenbach K.D., P. Fernández & D.J. Anderson. 2002. Oceanographic habitats of two sympatric North Pacific albatrosses during the breeding season. *Marine Ecology Progress Series* 233: 283–301.
- Jahn A.E., D.J. Levey, V.R. Cueto, J.P. Ledezma, D.T. Tuero, J.W. Fox & D. Masson. 2013. Long-distance bird migration within South America revealed by light-level geolocators. *Auk* 130: 223–229.
- Janicke T., M.S. Ritz, S. Hahn & H.-U. Peter. 2007. Sex recognition in brown skuas: do acoustic signals matter? *Journal of Ornithology* 148: 565–569.
- Jaeger A., V. Lecomte, H. Weimerskirch, P. Richard & Y. Cherel. 2010. Seabird satellite tracking validates the use of latitudinal isoscapes to depict predators' foraging areas in the Southern Ocean. *Rapid Communications in Mass Spectrometry* 24: 3456–3460.
- Jaeger A., M. Connan, P. Richard & Y. Cherel. 2010(b). Use of stable isotopes to quantify seasonal changes of trophic niche and levels of population and individual specialization in seabirds. *Marine Ecology Progress Series* 401: 269–277.
- Juárez M.A., M.M. Santos, J. Negrete, M.R. Santos, J.A. Mennucci, E. Rombolá, L. Longarzo, N.R. Coria & A.R. Carlini. 2013. Better late than never? Interannual and seasonal variability in breeding chronology of gentoo penguins at Stranger Point, Antarctica. *Polar Research* 32: 18448.
- Kalmbach E., R. Griffiths, J.E. Crane & R.W. Furness. 2004. Effects of experimentally increased egg production on female body condition and laying dates in the great skua *Stercorarius skua*. *Journal of Avian Biology* 35: 501–514.
- Kelly J.F. 2000. Stable isotopes of carbon and nitrogen in the study of avian and mammalian ecology. *Canadian Journal of Zoology* 78: 1–27.
- Kie J.G., R.T. Bowyer, M.C. Nicholson, B.B. Boroski & E.R. Loft. 2002. Landscape heterogeneity at differing scales: effects on spatial distribution of mule deer. *Ecology* 83: 530–544.

- Kie J.G., J. Matthiopoulos, J. Fieberg, R.A. Powell, F. Cagnacci, M.S. Mitchell, J.-M. Gaillard & P.R. Moorcroft. 2010. The home-range concept: are traditional estimators still relevant with modern telemetry technology? *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B* 365: 2221–2231.
- Kokubun N., E.-J. Choy, J.-H. Kim & A. Takahashi. 2015. Stable isotope analyses reveal individual variability in the trophic ecology of a top marine predator, the southern elephant seal. *Ornithological Science* 14: 13–20.
- Kursa M. & V. Bezrukov. 2008. Health status in an Antarctic top predator: micronuclei frequency and white blood cell differentials in the south polar skua (*Catharacta maccormicki*). *Polarforschung* 77: 1–5.
- Labocha M.K. & J.P. Hayes. 2012. Morphometric indices of body condition in birds: a review. *Journal of Ornithology* 153: 1–22.
- Lebigre C., R.V. Alatalo, J. Kilpimaa, V. Staszewski & H. Siitari. 2011. Leucocyte counts variation and measures of male fitness in the lekking Black Grouse. *Journal of Ornithology* 153: 95–102.
- Lewison R., D. Oro, B.J. Godley, L. Underhill, S. Bearhop, R.P. Wilson, D. Ainley, J.M. Arcos, P.D. Boersma, P.G. Borboroglu, T. Boulinier, M. Frederiksen, M. Genovart, J. González-Solís, J.A. Green, D. Grémillet, K.C. Hamer, G.M. Hilton, K.D. Hyrenbach, A. Martínez-Abraín, W.A. Montevecchi, R.A. Phillips, P.G. Ryan, P. Sagar, W.J. Sydeman, S. Wanless, Y. Watanuki, H. Weimerskirch & P. Yorio. 2012. Research priorities for seabirds: improving conservation and management in the 21st century. *Endangered Species Research* 17: 93–121.
- Lima S.L. 2009. Predators and the breeding bird: behavioral and reproductive flexibility under the risk of predation. *Biological Reviews* 84: 485–513.
- Lumeij J.T. & I. Westerhof. 1987. Blood chemistry for the diagnosis of hepatobiliary disease in birds. A review. *Veterinary Quarterly* 9: 255–261.
- Lyons J.E., J.A. Collazo & C.G. Guglielmo. 2008. Plasma metabolites and migration physiology of semipalmated sandpipers: refueling performance at five latitudes. *Oecologia* 155: 417–427.

- Machado-Filho R.A.N., G.M. Balsamão & M.Â. Marini. 2010. Seasonal differences in immune profiles and body conditions of migratory and permanent resident neotropical flycatchers. *Condor* 112: 579–590.
- Malzof S.L. & R.D. Quintana. 2008. Diet of the south polar skua *Catharacta maccormicki* and the brown skua *C. antarctica lonnbergi* at Cierva Point, Antarctic Peninsula. *Polar Biology* 31: 827–835.
- Mandel J.T., K.L. Bildstein, G. Bohrer & D.W. Winkler. 2008. Movement ecology of migration in turkey vultures. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 105: 19102–19107.
- Markones N., V. Dierschke & S. Garthe. 2010. Seasonal differences in at-sea activity of seabirds underline high energetic demands during the breeding period. *Journal of Ornithology* 151: 329–336.
- Marra P.P., K.A. Hobson & R.T. Holmes. 1998. Linking winter and summer events in a migratory bird by using stable-carbon isotopes. *Science* 282: 1884–1886.
- Marra P.P. & R.L. Holberton. 1998. Corticosterone levels as indicators of habitat quality: effects of habitat segregation in a migratory bird during the non-breeding season. *Oecologia* 116: 284–292.
- Masello J.F. & P. Quillfeldt. 2004. Are haematological parameters related to body condition, ornamentation and breeding success in wild burrowing parrots *Cyanoliseus patagonus*? *Journal of Avian Biology* 35: 445–454.
- Maxwell S.M., G.A. Breed, B.A. Nickel, J. Makanga-Bahouna, E. Pemo-Makaya, R.J. Parnell, A. Formia, S. Ngouesso, B.J. Godley, D.P. Costa, M.J. Witt & M.S. Coyne. 2011. Using satellite tracking to optimize protection of long-lived marine species: olive ridley sea turtle conservation in Central Africa. *Plos One* 6: e19905.
- McWilliams S.R., C. Guglielmo, B. Pierce & M. Klaassen. 2004. Flying, fasting, and feeding in birds during migration: a nutritional and physiological ecology perspective. *Journal of Avian Biology* 35: 377–393.
- Minias P. 2014. High glucose concentrations are associated with symptoms of mild anaemia in Whiskered Terns: consequences for assessing physiological quality in birds. *Journal of Ornithology* 155: 1067–1070.

- Mitchell G.W., N.T. Wheelwright, C.G. Guglielmo & D.R. Norris. 2012. Short- and long-term costs of reproduction in a migratory songbird. *Ibis* 154: 325–337.
- Moncorps S., J.-L. Chapuis, D. Haubreux & V. Bretagnolle. 1998. Diet of the Brown skua *Catharacta lönnerbergi* on the Kerguelen archipelago between techniques and between islands. *Polar Biology* 19: 9–16.
- Moreno-Rueda G. 2011. Trade-off between immune response and body mass in wintering house sparrows (*Passer domesticus*). *Ecological Research* 26: 943–947.
- Müller-Schwarze D. & C. Müller-Schwarze. 1973. Differential predation by south polar skuas on an Adélie penguin rookery. *Condor* 75: 127–131.
- Murphy M.E. 1996. Nutrition and Metabolism. En: *Avian energetics and nutritional ecology* (Ed.: Carey C.). Chapman & Hall, New York. Pp: 31–60.
- Nathan R., W.M. Getz, E. Revilla, M. Holyoak, R. Kadmon, D. Saltz & P.E. Smouse. 2008. A movement ecology paradigm for unifying organismal movement research. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 105: 19052–19059.
- Navarro J., J. González-Solís, G. Viscor & O. Chastel. 2008. Ecophysiological response to an experimental increase of wing loading in a pelagic seabird. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 358: 14–19.
- Navedo J.G., G. Orizaola, J.A. Masero, O. Overdijk & J.M. Sánchez-Guzmán. 2010. Long-distance travellers stopover for longer: a case study with spoonbills staying in North Iberia. *Journal of Ornithology* 151: 915–921.
- Nebel S., U. Bauchinger, D.M. Buehler, L.A. Langlois, M. Boyles, A.R. Gerson, E.R. Price, S.R. Price, S.R. McWilliams & C. Guglielmo. 2012. Constitutive immune function in European Starlings, *Sturnus vulgaris*, is decreased immediately after an endurance flight in a wind tunnel. *Journal of Experimental Biology* 215: 272–278.
- Nelson B. 1979. *Seabirds, their biology and ecology*. A & W Publishers Inc., NY.
- Norris D.R. & C.M. Taylor. 2006. Predicting the consequences of carry-over effects for migratory populations. *Biological Letters* 2: 148–151.
- Olsen K.M. & H. Larsson. 1997. *Skuas and jaegers: a guide to the skuas and jaegers of the world*. Pica Press, Mountfield.

- Oswald S.A., S. Bearhop, R.W. Furness, B. Huntley & K.C. Hamer. 2003. Heat stress in a high-latitude seabird: effects of temperature and food supply on bathing and nest attendance of great skuas *Catharacta skua*. *Journal of Avian Biology* 39: 163–169.
- Ouyang J.Q., P.J. Sharp, A. Dawson, M. Quetting & M. Hau 2011. Hormone levels predict individual differences in reproductive success in a passerine bird. *Proceedings of the Royal Society B* 282: 2537–2545.
- Owen-Smith N., J.M. Fryxell & E.H. Merrill. 2010. Foraging theory upscaled: the behavioural ecology of herbivore movement. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B* 365: 2267–2278.
- Parmelee D.F. & P. Pietz. 1987. Philopatry, mate and nest-site fidelity in the Brown Skua of Anvers Island, Antarctica. *Condor* 89: 916–919.
- Parnell A.C., D.L. Phillips, S. Bearhop, B.X. Semmens, E.J. Ward, J.W. Moore, A.J. Jackson & R. Inger. 2013. Bayesian stable isotope mixing models. *Environmetrics* 24: 387–399.
- Pennycuik C.J. 1987. *Flight of seabirds*. En: Croxal J.P. (ed.) *Seabirds: feeding biology and role in marine ecosystems*. pp: 43–62. Cambridge University Press, Cambridge.
- Peter H.-U., M. Kaiser & A. Gebauer. 1990. Ecological and morphological investigations on South Polar Skuas (*Catharacta maccormicki*) and Brown Skuas (*Catharacta skua lonnbergi*) on Fildes Peninsula, King George Island, South Shertland Islands. *Zoologische Jahrbücher für Systematik, Abteilung, Ökologie und Geographie der Tiere* 117: 201–218.
- Phillips R.A., D.A. Dawson & D.J. Ross. 2002. Mating patterns and reversed size dimorphism in Southern Skuas (*Stercorarius skua lonnbergi*). *Auk* 119: 858–863.
- Phillips R.A., J.C. Xavier & J.P. Croxal. 2003. Effects of satellite transmitters on albatrosses and petrels. *Auk* 120: 1082–1090.
- Phillips R.A., B. Phalan & I.P. Foster. 2004. Diet and long-term changes in population size and productivity of brown skuas *Catharacta antarctica lonnbergi* at Bird Island, South Georgia. *Polar Biology* 27: 555–561.
- Phillips R.A., P. Catry, J.R.D. Silk, S. Bearhop, R. McGill, V. Afanasyev & I.J. Strange. 2007. Movements, winter distribution and activity pattern of Falkland and brown

- skuas: insights from loggers and isotopes. *Marine Ecology Progress Series* 345: 281–291.
- Pietz P.J. 1986. Daily activity patterns of South Polar and Brown Skuas near Palmer Station, Antarctica. *Auk* 103: 726–736.
- Pietz P.J. 1987. Feeding and nesting ecology of sympatric South Polar and Brown Skuas. *Auk* 104: 617–627.
- Price E.R. 2010. Dietary lipid composition and avian migratory flight performance: Development of a theoretical framework for avian fat storage. *Comparative Biochemistry and Physiology, Part A* 157: 297–309.
- Price E.R., T.T. Jones, B.P. Wallace & C.G. Guglielmo. 2013. Serum triglycerids and β -hydroxybutyrate predict feeding status in green turtles (*Chelonia mydas*): Evaluating a single blood sample method for assessing feeding/fasting in reptiles. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 439: 176–180.
- Quillfeldt P. 2002. Seasonal and annual variation in the diet of breeding and non-breeding Wilson's storm-petrels on King George Island, South Shetland Islands. *Polar Biology* 25: 216–221.
- Quillfeldt P., R.A.R. McGill & R. Furness. 2005. Diet and foraging areas of Southern Ocean seabirds and their prey inferred from stable isotopes: review and case study of Wilson's storm petrel. *Marine Ecology Progress Series* 295: 295–304.
- R Core Team. 2014. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <http://www.R-project.org/>.
- Rae L.F., G.W. Mitchell, R.A. Mauck, C.G. Guglielmo & D.R. Norris. 2009. Radio transmitters do not affect the body condition of Savannah Sparrows during the fall premigratory period. *Journal of Field Ornithology* 80: 419–426.
- Ratcliffe N., R.W. Furness & K.C. Hamer. 1998. The interactive effects of age and food supply on the breeding ecology of Great Skuas. *Journal of Animal Ecology* 67: 853–862.
- Raya Rey A., M. Polito, D. Archuby & N. Coria. 2012. Stable isotopes identify age- and sex-specific dietary partitioning and foraging habitat segregation in southern giant

- petrels breeding in Antarctica and southern Patagonia. *Marine Biology* 159: 1317–1326.
- Reinhardt K. 1997. Breeding success of southern hemisphere skuas *Catharacta* spp.: the influence of latitude. *Ardea* 85: 73–82.
- Reinhardt K. 1997b. Nahrung und fütterung antarktischer raubmöwen *Catharacta antarctica lonnbergi* und *C. maccormicki*. *Journal of Ornithology* 138: 199–213.
- Reinhardt K., S. Hahn, H.-U. Peter & H. Wemhoff. 2000. A review of the diet of southern hemisphere skua. *Marine Ornithology* 28: 7–19.
- Ritz M.S., S. Hahn & H.-U. Peter. 2005. Factors affecting chick growth in the South Polar Skua (*Catharacta maccormicki*): food supply, weather and hatching date. *Polar Biology* 29: 63–60.
- Ritz M.S., S. Hahn, T. Janicke & H.-U. Peter. 2006. Hybridisation between South polar skua (*Catharacta maccormicki*) and Brown skua (*C. antarctica lonnbergi*) in the Antarctic Peninsula region. *Polar Biology* 29: 153–159.
- Ritz M.S., C. Millar, G.D. Miller, R.A. Phillips, P. Ryan, V. Sternkopf, D. Liebers-Helbig & H-U. Peter. 2008. Phylogeography of the southern skua complex- rapid colonization of the southern hemisphere during a glacial period and reticulate evolution. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 49: 292–303.
- Ruckstuhl K.E., M. Festa-Bianchet & J.T. Jorgenson. 2003. Bite rates in the Rocky Mountain bighorn sheep (*Ovis canadensis*): effects of season, sex, age and reproductive status. *Behavioural Ecology and Sociobiology* 54: 167–173.
- Seewagen C.L., C.D. Sheppard, E.J. Slayton & C.G. Guglielmo. 2011. Plasma metabolites and mass changes of migratory landbirds indicate adequate stopover refueling in a heavily urbanized landscape. *Condor* 113: 284–297.
- Selman R.G. & D.C. Houston. 1996. The effect of prebreeding diet on reproductive output in zebra finches. *Proceedings of the Royal Society B* 263: 1585–1588.
- Smith S.B., S.R. McWilliams & C. Guglielmo. 2007. Effect of diet composition on plasma metabolite profiles in a migratory songbird. *Condor* 109: 48–58.
- Smulders M., T.A. Nelson, Dennis E. Jelinski, S.E. Nielsen, G.B. Stenhouse & K. Laberee. 2012. Quantifying spatial e temporal patterns in wildlife ranges using STAMP: A grizzly bear example. *Applied Geography* 35: 124–131.

- Suhonen J., K. Norrdahl & E. Korpimäki. 1994. Avian predation risk modifies breeding bird community on a farmland area. *Ecology* 75: 1626–1634.
- Tomkiewicz S.M., M.R. Fuller, J.G. Kie & K.K. Bates. 2010. Global positioning system and associated technologies in animal behaviour and ecological research. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B* 365: 2163–2176.
- Trivelpiece W., R.G. Butler & N.J. Volkman. 1980. Feeding territories of Brown Skuas (*Catharacta lonnbergi*). *Auk* 97: 669–676.
- Tveraa T., B-E. Sæther, R. Aanes & K.E. Erikstad. 1998. Body mass and parental decisions in the Antarctic petrel *Thalassoica antarctica*: how long should the parents guard the chick? *Behavioral Ecology and Sociobiology* 43: 73–79.
- Wassenaar L.I. & K.A. Hobson. 2000. Stable-carbon and hydrogen isotope ratios reveal breeding origins of Red-winged Blackbirds. *Ecological Applications* 10: 911–916.
- Weimerskirch H. 1990. Weight loss of Antarctic Fulmars *Fulmarus glacialis* during incubation and chick brooding. *Ibis* 132: 68–77.
- Weimerskirch H., Y. Cherel, F. Cuenot-Chaillet & V. Ridoux. 1997. Alternative foraging strategies and resource allocation by male and female Wandering Albatrosses. *Ecology* 78: 2051–2063.
- Weimerskirch H. & Y. Cherel. 1998. Feeding ecology of short-tailed shearwaters: breeding in Tasmania and foraging in the Antarctic? *Marine Ecology Progress Series* 167: 261–274.
- Weimerskirch H. & P. Lys. 2000. Seasonal changes in the provisioning behavior and mass of male and female wandering albatrosses in relation to the growth of their chick. *Polar Biology* 23: 733–744.
- Weimerskirch H., P.A. Prince & L. Zimmermann. 2000. Chick provisioning by the Yellow-nosed albatross (*Diomedea chlororhynchus*): response of foraging effort to experimentally increased costs and demands. *Ibis* 142: 403–410.
- Weimerskirch H., Y. Cherel, K. Delord, A. Jaeger, S.C. Patrick & L. Riotte-Lambert. 2014. Lifetime foraging patterns of the wandering albatross: Life on the move! *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 450: 68–78.
- Williams G.C. 1966. Natural selection, the costs of reproduction, and a refinement of Lack's principle. *American Naturalist* 100: 687–690.

- Wilmshurst J.F., J.M. Fryxell, B.P. Farm, A.R.E. Sinclair & C.P. Henschel. 1999. Spatial distribution of Serengeti wildebeest in relation to resources. *Canadian Journal of Zoology* 77: 1223–1232.
- Wittemyer G., L. Polansky, I. Douglas-Hamilton & W.M. Getz. 2008. Disentangling the effects of forage, social rank, and risk on movement autocorrelation of elephants using Fourier and wavelet analyses. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 105: 19102–19107.
- Wolf N., S.A. Carleton & C. Martínez del Río. 2009. Ten years of experimental animal isotopic ecology. *Functional Ecology* 23: 17–26.
- Young E.C. 1963. The breeding behaviour of the south polar skua *Catharacta maccormicki*. *Ibis* 105: 203–233.
- Young E.C., P.F. Jenkins, M.E. Douglas & T.G. Lovergrove. 1988. Nocturnal foraging by Chatham Island skuas. *New Zealand Journal of Ecology* 11: 113–117.
- Zajac R.M., D.J. Cerasale & C. Guglielmo. 2006. The rapid response of plasma metabolites to changes in feeding rate in a small passerine Wilson's warbler *Wilsonia pusilla*. *Journal of Avian Biology* 37: 405–408.
- Zajac D.M., D.J. Cerasale, S. Landman & C.G. Guglielmo. 2011. Behavioral and physiological effects of photoperiod-induced migratory state and leptin on *Zonotrichia albicollis*: II. Effects on fatty acid metabolism. *General and Comparative Endocrinology* 174: 269–275.

Apéndice 1. Tamaño del área de acción de individuos de skua pardo de Península Potter, Isla 25 de Mayo. Se indican el sexo de los individuos y el nido que ocuparon, la temporada, y la etapa del período reproductivo al que corresponde el área de acción, así como la cantidad total de puntos con los que se calculó, la fecha de inicio y finalización del período en el que se registraron los puntos, y la cantidad total de horas comprendida en dicho período.

Nido	ID	Sexo	Temporada	Etapa	Inicio	Finalización	Total horas	Cantidad de puntos	Área de acción (m ²)
1	MAR	h	2012/13	In	28/11/2012	3/12/2012	120	497	102135.71
1	A89	m	2012/13	In	28/11/2012	10/12/2012	289	1109	177181.24
2	MAB		2012/13	In	27/11/2012	3/12/2012	137	590	97014.99
2	MBN		2012/13	In	27/11/2012	06/12/2012	205	832	33513.58
3	MBA	m	2012/13	In	04/12/2012	12/12/2012	187	779	64351.83
3	MBE	h	2012/13	In	04/12/2012	12/12/2012	186	776	32565.30
4	MBL	m	2012/13	In	12/12/2012	21/12/2012	221	902	61251.47
4	MCM	h	2012/13	In	13/12/2012	21/12/2012	193	803	135069.33
5	MAA		2012/13	In	07/12/2012	12/12/2012	108	441	202775.73
5	MGH		2012/13	In	07/12/2012	09/12/2012	50	211	752167.47
6	MAX		2012/13	In	10/12/2012	13/12/2012	72	307	384294.07
6	MBY		2012/13	In	10/12/2012	13/12/2012	67	291	60290.26
7	MEA	m	2012/13	In	10/12/2012	21/12/2012	258	1078	24303.09
7	MGS	h	2012/13	In	10/12/2012	21/12/2012	257	985	41755.98
9	PN7	m	2012/13	In	22/12/2012	31/12/2012	211	849	92353.35
9	MBS	h	2012/13	In	22/12/2012	25/12/2012	77	270	246445.11
10	MBP	h	2012/13	In	21/12/2012	27/12/2012	141	573	20307.91
12	MSR	h	2012/13	In	21/12/2012	29/12/2012	183	733	62959.95
1	MAR	h	2012/13	Pi	29/12/2012	10/01/2013	289	1758	29947.22
1	A89	m	2012/13	Pi	29/12/2012	06/01/2013	177	1105	74401.06
2	MAB		2012/13	Pi	15/01/2013	28/01/2013	307	2413	276230.53
2	MBN		2012/13	Pi	14/01/2013	22/01/2013	190	1158	455618.95
3	MBA	m	2012/13	Pi	29/12/2012	09/01/2013	259	1572	27905.57
3	MBE	h	2012/13	Pi	29/12/2012	01/01/2013	68	401	17567.56
4	MBL	m	2012/13	Pi	21/12/2012	29/12/2012	190	1547	46431.57
4	MCM	h	2012/13	Pi	21/12/2012	31/12/2012	233	1909	35029.61
8	MBM	h	2012/13	Pi	10/01/2013	16/01/2013	141	856	23384.63
8	MBI		2012/13	Pi	10/01/2013	12/01/2013	51	310	8008.92
1	MAR	h	2012/13	Pv	01/02/2013	12/02/2013	263	1479	349631.12

Nido	ID	Sexo	Temporada	Etapas	Inicio	Finalización	Total horas	Cantidad de puntos	Área de acción (m ²)
3	MBA	m	2012/13	Pv	01/02/2013	05/02/2013	108	614	76426.17
3	MBE	h	2012/13	Pv	01/02/2013	08/02/2013	175	2109	33251.11
11	MIY	h	2012/13	Pv	16/02/2013	17/02/2013	26	119	16130.76
14	MAR	h	2013/14	In	23/11/2013	02/12/2013	214	1242	62635.47
14	A89	m	2013/14	In	23/11/2013	02/12/2013	214	1254	116296.65
15	A61	m	2013/14	In	29/11/2013	09/12/2013	236	1314	147213.90
15	MSR	h	2013/14	In	29/11/2013	07/12/2013	178	871	72928.19
16	MBA	m	2013/14	In	24/11/2013	05/12/2013	262	1496	57924.83
16	MBE	h	2013/14	In	22/11/2013	05/12/2013	308	1796	17472.58
17	MBL	m	2013/14	In	23/11/2013	02/12/2013	214	1195	130862.31
17	MCM	h	2013/14	In	22/11/2013	02/12/2013	240	1365	161962.67
18	MBM	h	2013/14	In	29/11/2013	09/12/2013	240	1356	60485.00
18	MJL	m	2013/14	In	29/11/2013	09/12/2013	237	1263	51182.11
19	MBP	h	2013/14	In	05/12/2013	15/12/2013	243	1404	67516.18
19	MKE	m	2013/14	In	05/12/2013	15/12/2013	244	1425	30320.61
20	PN7	m	2013/14	In	29/11/2013	09/12/2013	238	1274	113929.19
20	MBS	h	2013/14	In	29/11/2013	09/12/2013	237	1269	135464.39
21	MHZ	m	2013/14	In	05/12/2013	16/12/2013	260	1515	27802.54
22	MKJ	h	2013/14	In	16/12/2013	23/12/2013	172	1004	26609.45
23	MBY		2013/14	In	30/12/2013	03/01/2014	95	493	132008.73
18	MBM	h	2013/14	Pi	02/01/2014	11/01/2014	213	1247	89991.19
18	MJL	m	2013/14	Pi	02/01/2014	11/01/2014	214	1251	34305.83
19	MBP	h	2013/14	Pi	02/01/2014	11/11/2014	217	1260	33548.34
19	MKE	m	2013/14	Pi	02/01/2014	15/01/2014	309	1795	54134.55
21	MHZ	m	2013/14	Pi	30/12/2013	08/01/2014	215	1224	33901.93
21	MIY	h	2013/14	Pi	30/12/2013	08/01/2014	215	1212	17170.95
18	MBM	h	2013/14	Pv	29/01/2014	10/02/2014	291	1690	94381.07
18	MJL	m	2013/14	Pv	29/01/2014	10/02/2014	287	1663	945762.48
21	MIY	h	2013/14	Pv	13/02/2014	22/02/2014	220	1269	1109268.40